

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



**REVISIÓN DE LA COLECCIÓN DE CONULARIIDAE DE
THE NATURAL HISTORY MUSEUM DE LONDRES**

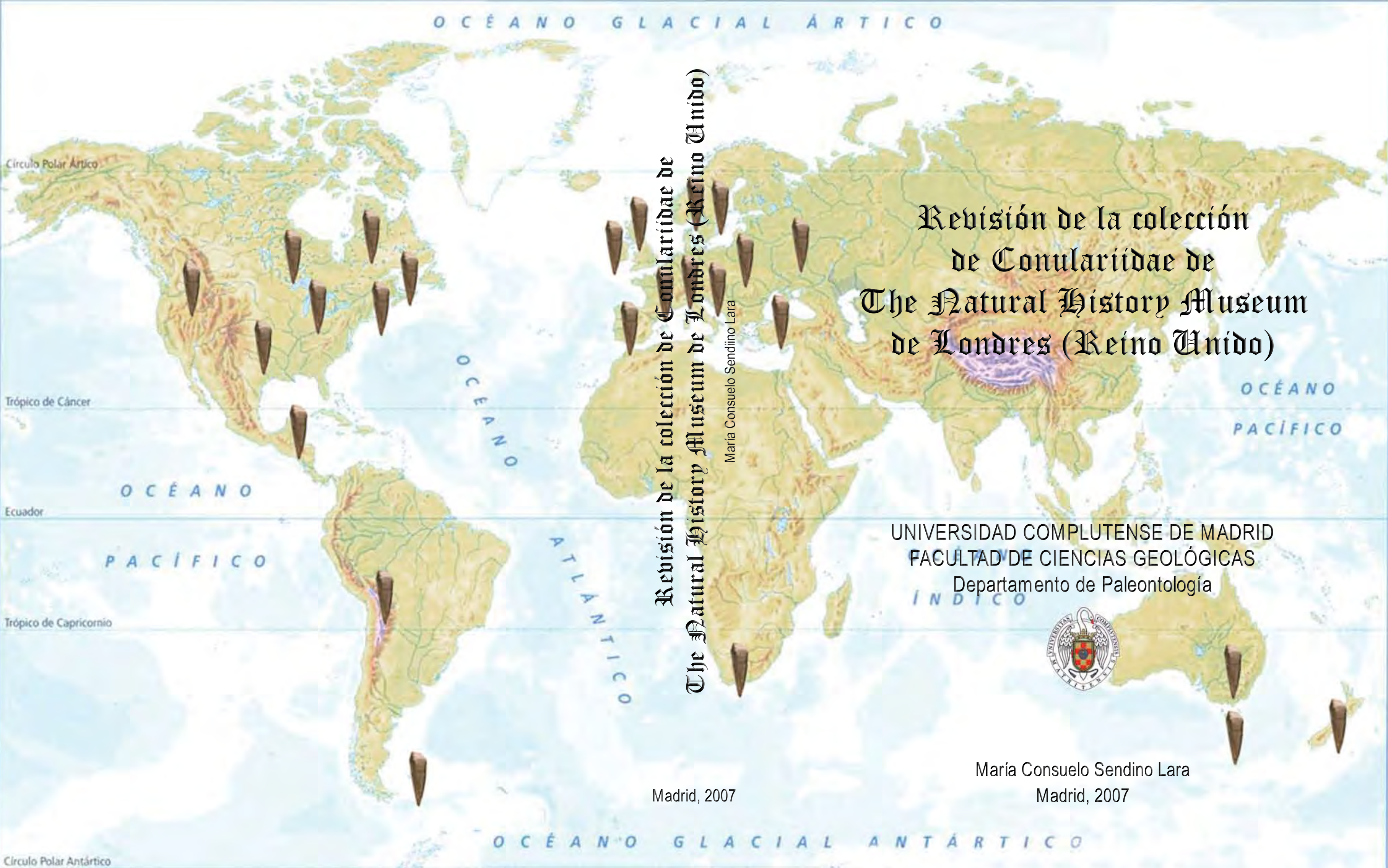
MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

María Consuelo Sendino Lara

Bajo la dirección del doctor
Patricio Domínguez Alonso

Madrid, 2009

• **ISBN: 978-84-692-1118-2** **© María Consuelo Sendino Lara, 2008**



Revisión de la colección de Conulariidae de
The Natural History Museum de Londres (Reino Unido)

Maria Consuelo Sendino Lara

Revisión de la colección
de Conulariidae de
The Natural History Museum
de Londres (Reino Unido)

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



Madrid, 2007

María Consuelo Sendino Lara
Madrid, 2007

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS

Departamento de Paleontología



Revisión de la colección de
Conulariidae de *The Natural History
Museum* de Londres (Reino Unido)

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

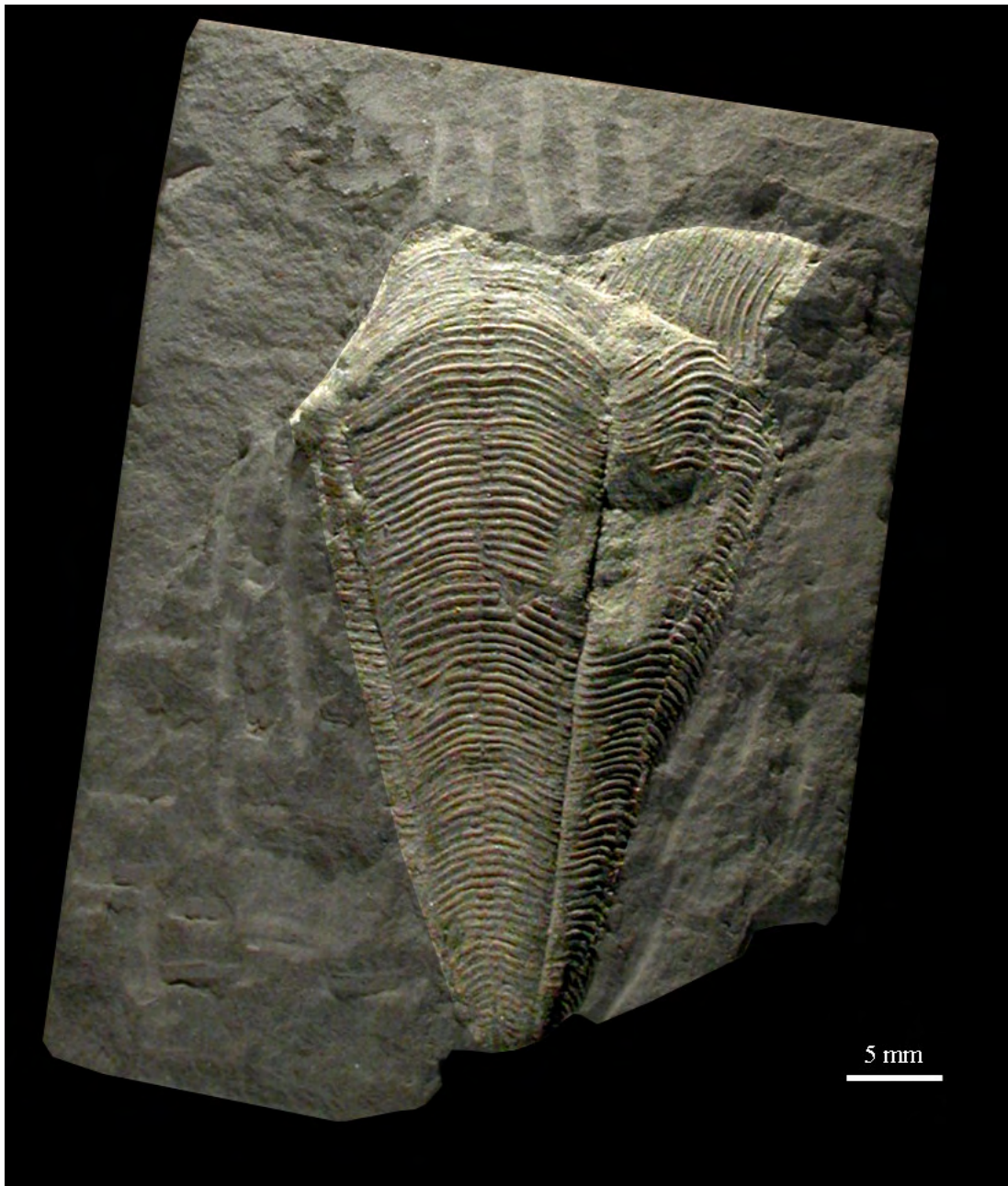
PRESENTADA POR

María Consuelo Sendino Lara

Bajo la dirección del Doctor

Patricio Domínguez Alonso

Madrid, 2007



Conularia subcarbonaria Meek & Worthen, 1865 del Keokuk Group (Mississippiense) del condado de Floyd (Indiana, EE.UU.) (G 35 del NHM)

*A una mujer y madre excepcional,
por haber sido mi mejor amiga*

En cumplimiento del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, artículo 8.6, copias de este trabajo han sido depositadas en las bibliotecas de los siguientes centros y organismos.

- Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid.
- Hanover College, Hanover, Indiana.
- Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität, Berlín.
- New York State Museum, Nueva York.
- The Natural History Museum, Londres.

Memoria realizada por María Consuelo Sendino Lara para optar al Grado de Doctor en Ciencias Geológicas bajo la dirección del Dr. Patricio Domínguez Alonso (Depto. de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, UCM).

Vº Bº del Director

A handwritten signature in black ink, consisting of a stylized 'P' followed by a series of loops and a final horizontal stroke.

Dr. Patricio Domínguez Alonso

Índice

	pág.
1- Resumen.....	1
1.1- Resumen.....	2
1.2- Abstract.....	4
2- Agradecimientos.....	7
3- Introducción y objetivos.....	11
4- Metodología.....	17
4.1- Recogida de datos.....	19
4.2- Estudio de la colección.....	20
4.3- Informatización de los datos obtenidos.....	21
4.4- Estudio sistemático.....	22
4.5- Relación de la información obtenida y aplicación al estudio.....	23
4.6- Tratamiento informático de los datos.....	23
5- Generalidades sobre los conuláridos.....	25
5.1- Morfología y terminología de los conuláridos.....	27
5.1.1- Descripción de los elementos morfológicos.....	32
5.1.2- Discusión de algunos elementos morfológicos.....	54
5.2- Distribución paleogeográfica y estratigráfica general de los conuláridos.....	57
5.3- Afinidades biológicas de los conuláridos.....	72
5.3.1- Moluscos.....	74
5.3.2- “Gusanos” (poliquetos).....	78
5.3.3- Cnidarios.....	79
5.3.3.1- Comparación entre escifozoos coronados y conuláridos....	82

5.3.3.2- Comparación entre escifozoos estauromedusas y conuláridos.....	85
5.3.3.3- Relaciones filogenéticas entre cnidarios y conuláridos.....	90
5.3.3.4- Recapitulación de la comparación entre escifozoos y conuláridos.....	96
5.3.4- Cordados.....	99
5.3.5- Filo independiente.....	101
5.4- Modo de vida de los conuláridos.....	104
6- Historia de la investigación sobre conuláridos.....	109
6.1- Etapas.....	117
7- Las colecciones de conuláridos en el mundo.....	121
7.1- Comparación en cuanto a abundancia y distribución geográfica.....	125
7.2- Comparación en cuanto a abundancia y distribución estratigráfica.....	126
7.3- Comparación en cuanto a diversidad genérica y específica.....	127
7.4- Comparación en cuanto a abundancia de especímenes tipo.....	128
8- La colección de conuláridos de <i>The Natural History Museum</i> de Londres.....	131
8.1- Procedencia y fecha de adquisición.....	133
8.2- Distribución estratigráfica y diversidad taxonómica.....	137
8.3- Distribución geográfica.....	139
8.4- Estudio de las etiquetas.....	140
8.5- Colección.....	144
9- Descripción sistemática de los conuláridos de <i>The Natural History Museum</i> de Londres.....	193
Género <i>Archaeoconularia</i> Bouček, 1939.....	201
Género <i>Conularia</i> Miller in Sowerby, 1821.....	217
Género <i>Ctenoconularia</i> Sinclair, 1952.....	255

Género <i>Eoconularia</i> Sinclair, 1944.....	262
Género <i>Metaconularia</i> Foerste, 1928	270
Género <i>Notoconularia</i> Thomas, 1969.....	308
Género <i>Paraconularia</i> Sinclair, 1940.....	321
Género <i>Pseudoconularia</i> Bouček, 1939.....	387
10- Filogenia de los conuláridos.....	401
10.1- Análisis filogenético.....	404
10.2- Resultados y diagnosis de los árboles obtenidos.....	413
10.3- Evolución de los caracteres y su optimización.....	414
10.4- Comentarios a la hipótesis filogenética propuesta.....	422
11- Distribución geográfica y estratigráfica. Tendencias temporales de la morfología..	425
11.1- Distribución geográfica y estratigráfica.....	426
11.2- Tendencias temporales de la morfología.....	435
12- Conclusiones.....	437
12.1- Generales.....	438
12.2- Sobre la sistemática de grupo.....	439
12.3- Sobre su evolución morfológica.....	440
12.4- Paleobiogeografía y bioestratigrafía.....	440
13- Referencias bibliográficas.....	443
Apéndice 1: Terminología morfológica y equivalencias en otros idiomas.....	479
Apéndice 2: Distribución cronológica por yacimientos en los conuláridos de <i>The Natural History Museum</i> de Londres.....	489
Apéndice 3: Mapa del mundo con la distribución de los yacimientos de conuláridos	497
Apéndice 4: Conuláridos en la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC).....	501

Apéndice 5: Listado de museos consultados.....	507
Láminas.....	521



1 - Resumen

1- Resumen

1.1- Resumen

Con el presente trabajo se pretende avanzar en el conocimiento de los conuláridos, para lo cual se ha accedido a una de las mayores colecciones del mundo y la más diversa de todas: la colección de conuláridos de *The Natural History Museum* de Londres. Dicha colección abarca 165 yacimientos entre el Reino Unido y 20 países más, con una distribución estratigráfica que va desde el Cámbrico Superior hasta el Triásico Superior. Se han estudiado sistemáticamente 43 especies repartidas en ocho géneros, que incluyen 753 ejemplares de los 1.131 especímenes de los que consta la colección.

Se ha analizado su distribución estratigráfica, se ha dado un cuadro sistemático acorde a los estudios actuales, se ha estudiado su morfología, y se ha propuesto una terminología morfológica en español, además de estudiar sus afinidades biológicas que los aproximan a los cnidarios escifozoos, comparándolos por primera vez con el escifozoo coronado *Atorella* Vanhöffen, 1902. También se ha modificado la reconstrucción de los conuláridos en vida llevada a cabo por Kiderlen (1937: fig. 46A) con el tallo e interpretar gráficamente, por primera vez, su cavidad interna considerándolos escifoos.

Se ha hecho una recopilación histórica de su estudio, desde 1793 hasta la actualidad, en la que se pueden observar cuatro etapas distintas en el estudio de estos organismos.

Se ha recopilado toda la información necesaria para realizar el catálogo de la colección, desde un punto de vista sistemático y museístico. Se ha comparado con el resto de las colecciones de conuláridos más importantes del mundo, en cuanto a su distribución geográfica, cronológica, diversidad taxonómica y cantidad de especímenes tipo.

Dentro del apartado de sistemática se han descrito cinco nuevas formas correspondientes a cinco nuevas especies: *Conularia forbesi* sp. nov., *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov., *Paraconularia larae* sp. nov., *Paraconularia ravenswoodiensis* sp. nov. y *Paraconularia raymondiensis* sp. nov.

Se han asignado nueve lectotipos entre los sintipos de *Conularia fecunda* Barrande, 1867, *Conularia destinezi* Moreels, 1888; *Conularia planiseptata* Slater, 1907; *Conularia plicata* Slater, 1907; *Conularia punctata* Slater, 1907; *Conularia acuta* Roemer, 1843; *Conularia acutilirata* Fletcher, 1938; *Conularia tenuis* var. *maculosa* Slater, 1907; y *Conularia grandissima* Barrande, 1867.

Se han asignado diez neotipos, pertenecientes a las siguientes especies: *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866); *Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875); *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930; *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842; *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845); *Paraconularia crawfordsvillianus* (Owen, 1862); *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844); *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821); y *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).

Se ha establecido una nueva especie tipo para el género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821: *Conularia niagarensis* Hall, 1852, y la especie que estaba asignada como especie tipo: *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821, se ha escindido, al menos, en tres especies, pertenecientes a dos géneros distintos: *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845); *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821); y *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).

Y, por primera vez, también, se incluye como sinonimia la especie *Metaconularia manni* (Roy, 1935) de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) y *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867).

Se ha terminado con el estudio filogenético de los once géneros que figuran en *The Natural History Museum* de Londres. En dicho estudio se lleva a cabo un análisis cladístico en el que se incluyen los once géneros que abarca la colección como grupo interno, y *Sphenothallus* Hall, 1847 como grupo externo.

1.2- Abstract

The present work seeks to advance our knowledge of the conulariids, for that it has been consented to one of the biggest collections in the world and the most diverse of all: the collection of conulariids of *The Natural History Museum* of London. This collection contains specimens from 165 locations among United Kingdom and 20 more countries, from rock units from Late Cambrian to Late Triassic in age. The present study deals with the anatomy, taxonomy, and stratigraphical and geographical distribution of forty three species collectively distributed among eight genera and represented by 753 out of 1,131 specimens of the collection.

Their stratigraphical distribution has been analyzed, besides a systematic classification has been showed according to the recent studies. Their morphology has also been studied, and a Spanish terminology for the morphology of conulariids in general is proposed, and for the first time they are compared with the coronatid scyphozoan, *Atorella* Vanhöffen, 1902. Besides, the reconstruction proposed by Kiderlen (1937: fig. 46A) for a living conulariid is modified with the stalk; on the other hand, the internal cavity has been interpreted graphically, for the first time, considering conulariids as scyphozoans.

Analysis of the history of conulariid research, from 1793 to the present, reveals four historical stages in the study of these fossils.

All information necessary for cataloguing *The Natural History Museum* of London conulariids collection, both from the systematic and curatorial standpoints, has been gathered. This collection is compared to other major conulariids collections of the world based on geographical and stratigraphical distribution and on taxonomical diversity and numbers of type specimens.

Five new species are described inside the section of systematic: *Conularia forbesi* n. sp., *Notoconularia neozeolandensis* n. sp., *Paraconularia laeae* n. sp., *Paraconularia ravenswoodi* n. sp. and *Paraconularia raymondi* n. sp.

Nine lectotypes are designated from among syntypes of *Conularia fecunda* Barrande, 1867; *Conularia destinezi* Moreels, 1888; *Conularia planiseptata* Slater, 1907; *Conularia plicata* Slater, 1907; *Conularia punctata* Slater, 1907; *Conularia acuta* Roemer, 1843; *Conularia acutilirata* Fletcher, 1938; *Conularia tenuis* var. *maculosa* Slater, 1907; and *Conularia grandissima* Barrande, 1867.

Ten neotypes are assigned to the following species: *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866); *Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875); *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930; *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842; *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845); *Paraconularia crawfordsvillianus* (Owen,

1862); *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844); *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821); and *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).

A new type species is selected for the genus *Conularia* Miller in Sowerby, 1821, namely *Conularia niagarensis* Hall, 1852, and the species that it was assigned as type species: *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821, is subdivided, at least, in three species: *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845); *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821); and *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855), belonging to two different genera.

Additionally, *Metaconularia manni* (Roy, 1935) is placed in synonymy with *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) and *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 is placed in synonymy with *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867).

Finally, a phylogenetic analysis of eleven *The Natural History Museum* of London conulariids genera is carried out with *Sphenothallus* Hall, 1847 as the outgroup in a cladistic analysis.



2- Agradecimientos

2- Agradecimientos

En la elaboración de esta Tesis Doctoral se ha contado con la colaboración de muchas personas e instituciones que con su aportación científica y técnica, e incluso con su apoyo moral, han hecho posible su realización.

En primer lugar esta tesis no hubiera sido posible sin la valiosa contribución de mi padre, no sólo en consejos, sino con la inestimable ayuda de la corrección de este manuscrito, también a mi madre, que aunque ya no esté aquí entre nosotros, siguió desde el principio este largo camino hasta casi el final, apoyándolo y dando su cariño.

También quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. Borja Sanchiz, del MNCN (CSIC), que ha contribuido con sus consejos y paciencia, además de revisar el manuscrito, y estar siempre ahí; al Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, con especial mención a la Dra. Nieves López, la Dra. Dolores Gil, por sus consejos, ayuda y comprensión, y al fotógrafo D. Carlos Alonso que contribuyó en las láminas que se presentan; a *The Natural History Museum* de Londres por acogerme y permitir el estudio de esta magnífica colección, y concretamente y en especial a Ms. Jill Darrell, y a la Dra. Sarah Long y el Dr. Kenneth J. Johnson, por ayudarme y facilitarme las mejores condiciones de acceso a su estudio.

Quiero constatar también mi más sincero agradecimiento al Dr. Pedro Herranz del IGE (CSIC-UCM) por el asesoramiento a la hora de la realización del dibujo del arquetipo de conulárido; al Dr. José Antonio Gámez, conservador del Museo Paleontológico de Zaragoza; la Dra. Begoña Sánchez y la valiosa ayuda de mi antigua compañera de trabajo Dña. Celia Santos, conservadoras del MNCN (CSIC), por la información, préstamo y fotografía de material, tanto de comparación de otros grupos, como de conuláridos; a la Dra. María Teresa Fernández, de la Univ. Complutense de Madrid, por sus consejos; a mi amigo el Dr. Manuel Salesa, del MNCN (CSIC), por sus comentarios y consejos; a Dña. Victoria Romero y D. Pedro Duque, de la Univ. Complutense de Madrid, por facilitarme muchas de las referencias bibliográficas de difícil disposición en las que está basado este estudio; a Fr. Dipl.-Des. Elke Siebert y Fr. Christy Hipsley, del *Museum für Naturkunde* de Berlín, por la revisión y depuración de la terminología en alemán y sueco respectivamente; y una larga lista de conservadores de todo el mundo que han contribuido con la aportación de información de sus colecciones, préstamo de material e incluso con manuscritos internos de sus organismos y tesis en las que se citaban a los conuláridos como la Dra. Vivianne Berg-Madsen del *Museum of Evolution* de Uppsala, el Dr. Ed Landing del *New York State Museum* de Nueva York y el Dr. Derek Briggs y la Dra. Susan Butts del *Peabody Museum* de Connecticut.

Especial mención merece el Dr. Heyo Van Iten, por acogerme en su casa y en el Hanover College (Indiana) y facilitarme sus instalaciones, como el microscopio electrónico de barrido, material en préstamo de instituciones canadienses y americanas, visitas a museos norteamericanos, y trabajos de campo, además de permitirme el acceso a referencias bibliográficas que de otra manera hubiesen sido difícil de conseguir, como la tesis sobre conuláridos de George Winston Sinclair de 1948 entre otras referencias, y por consultas y discusiones sobre los conuláridos.

Y por último, pero no menos importante, a mi pareja, Rafa, por su apoyo y ayuda, y al director de esta tesis, el Dr. Patricio Domínguez (Univ. Complutense de Madrid) que me introdujo en *The Natural History Museum* de Londres y cuya ayuda ha sido fundamental en el capítulo de filogenia y en la revisión del manuscrito.

Tampoco quiero olvidar los ánimos de los amigos y compañeros de trabajo, que han sido claves en momentos difíciles, y a todas aquellas personas e instituciones, que a lo largo de la elaboración de este trabajo, me han prestado su apoyo y asesoramiento.

A todos,

muchas gracias.



3 - Introducci6n y objetivos

3- Introducción y objetivos

3- Introducción y objetivos

Este trabajo supone un estudio completo en todos los aspectos de los conuláridos. El citado grupo es de gran interés por varios motivos, su amplia distribución geográfica y estratigráfica y por la gran diversidad de especies que tiene, incluyendo una gran variabilidad morfológica, que hace del mismo un valioso indicador en las correlaciones bioestratigráficas. Sin embargo ha sido un grupo poco estudiado y del que la mayor información se encuentra en monografías históricas de las que parte este estudio. Se han recopilado numerosos datos que se encontraban dispersos en más de 2.000 referencias bibliográficas, que han sido básicos, en muchos casos, para el estudio de los ejemplares tipo.

Los conuláridos fueron unos organismos marinos que habitaron los mares durante algo más de 454 millones de años, desde el Ediacárico (Caster, 1957; He, 1984; Ivantsov & Fedonkin, 2002), hace 630 millones de años, hasta el Jurásico Inferior (Argéliez, 1856; Dana, 1863; Kayser, 1924; Zittel, 1924 y 1927), hace 175,6 millones de años. Tuvieron una distribución geográfica mundial, repartidos por todos los paleocontinentes, por lo que hoy en día tienen un gran potencial como referencia en las correlaciones estratigráficas y como soporte para las reconstrucciones paleobiogeográficas, al igual que otros fósiles invertebrados como los graptolitos o trilobites en el Paleozoico.

Así, han ayudado a datar sucesiones estratigráficas como la pendiente E del río Çakaldag, al SE de Cengelköy en el Bósforo asiático, que en 1938 se consideraba de edad silúrica superior. Después de una correlación con conuláridos y otros ejemplares de otros grupos invertebrados como ciertos braquiópodos y octocorales encontrados en esa región, se llegó a la conclusión que era de edad ordovícica. Posteriormente Yalçınlar, en 1955, en el estudio de la región de las Póntidas, en Kurtköy, 30 km al NO de Izmit, ciudad situada a 80 km al E de Estambul, cita la existencia de conuláridos en una zona considerada ordovícica por los graptolitos dendroides asociados, con lo que Dean (1972) aconseja la *reexaminación de la evidencia faunal* en la búsqueda de una edad más joven para esa zona.

Los restos del organismo que podemos encontrar en los sedimentos son, mayoritariamente, su exoesqueleto y, en raras ocasiones, el tallo y las impresiones de las partes blandas. Y pueden aparecer aislados como en grupos radiales que apuntan su parte apical hacia un centro común. El exoesqueleto tiene una forma piramidal con sección cuadrangular y simetría tetrameral que caracteriza a estos fósiles, con una longitud entre dos y 400 milímetros, y una composición de fosfato cálcico, apatito. Son muy pocos los casos en los que estos exoesqueletos aparecen completos, siendo lo normal que falten los extremos de la forma piramidal. El tallo tiene una forma tubular, con una composición fosfática, o puede que quitinofosfática (Babcock & Feldmann, 1986a). Y las impresiones de las partes blandas se han descrito en contadas ocasiones (Babcock, 1990, 1991b; Babcock & Feldmann, 1986a, c; Van Iken, 1991b) como restos del tracto alimenticio recto o elemento axial y masas globulares.

Estos fósiles son típicos de facies marinas con ambientes tranquilos disaeróbicos y una elevada tasa de sedimentación. En líneas generales, se puede decir que estos organismos tuvieron un modo de vida bentónico en, al menos, una etapa vital del individuo al haberse encontrado especímenes fijos al substrato, o a otros invertebrados bentónicos, mediante un tallo (Sabattini & Hlebszevitsch, 2005).

El nombre vulgar con el que se alude en la literatura a los conuláridos es *conularias*, término que deriva del latín *conulus*, diminuto de *conus*, cono, haciendo referencia a la forma de estos fósiles (Sendino & Domínguez, 2006). En un principio se agrupaban bajo la misma denominación a las formas cónicas y a las tetrámeras, quedando, actualmente, las primeras fuera de la familia Conulariidae Walcott, 1886. El término *conularias* puede dar lugar a confusión, al haber sido utilizado *conularia* tanto como taxón genérico, como nombre que alude al grupo que comprende estas formas piramidales. Así, en este trabajo, denominaremos conuláridos a los individuos que abarca la familia Conulariidae Walcott, 1886.

El estudio de estos organismos fósiles comenzó hace más de dos siglos por Ure (1793: pl. 20: fig. 7), cuando figuró a un conulárido al que se refirió como “fósil curioso” (*curious fossil [sic]*). Posteriormente, continúan el estudio Osswald y Sowerby en 1818 y 1821 respectivamente, con la descripción de algunos taxones. Pero, no es hasta finales de los años ochenta cuando hay un resurgimiento en todas las áreas de estudio, con proliferación de obras como las de Babcock & Feldman (1986a, b). Más tarde, son de destacar las aportaciones de Van Iten (1991a, b, c), Jerre (1994a, b), Van Iten *et al.* (1996), Hughes *et al.* (2000) y la escuela brasileña en la que sobresalen obras de Leme *et al.* (2003a, b), Leme (2006), y colaboraciones con el profesor Van Iten (Hanover College, Indiana, EE.UU.): Leme *et al.* (2003a, b).

Los libros de texto de Paleontología apenas han abordado este grupo de fósiles debido, en parte, a la falta de acuerdo con su posición sistemática dentro de los Metazoa, y en parte a las variaciones morfológicas de estos organismos fósiles que llegaron a incluir individuos de otros grupos. Entre los autores que los han abordado tenemos a Hall (1847) y Dana (1849) que son de los primeros en tratarlos en sus libros de texto y lo hacen desde el punto de vista de los cefalópodos. Pelseneer (1889) los considera gasterópodos de la subclase Opisthobranchia. Posteriormente, McCoy (1855), Hall (1859, 1876 y 1879), Hoernes (1886), Bernard (1895), Grabau & Shimer (1910) y Eastman (1913) los consideran gasterópodos de la subclase Pteropoda. Más adelante, Zittel (1927) y Moret (1966) abordan a este grupo de fósiles como opisthobranchios de nuevo. Acercándonos en el tiempo, Tasch (1973) y Lehmann & Hillmer (1983) los consideran cnidarios medusoides; y Meléndez (1982), entre otros, no los incluye en ningún grupo. Todos estos autores son reflejo de las tendencias que ha habido en afinidades biológicas.

El presente trabajo que a continuación se expone, es el estudio de la colección de conuláridos de *The Natural History Museum* de Londres, la colección con mayor “diversidad” de las conocidas y una de las más abundantes en cuanto al número de ejemplares.

Este Museo es uno de los más emblemáticos para cualquier naturalista, con más de 70 millones de especímenes entre sus colecciones de Botánica, Entomología, Mineralogía, Zoología y Paleontología, de los que 7,5 millones de especímenes pertenecen a la colección de Paleontología, y exactamente 126.520 especímenes son de cnidarios, con 76 ejemplares tipos

y 124 especímenes figurados en publicaciones, los denominados “*hipotipos*”. Las colecciones son fundamentalmente de material británico y de antiguas colonias británicas como Australia, Canadá, India, etc. Si le añadimos las adquisiciones por intercambio con otros museos o por la compra de determinados ejemplares, o de colecciones en su totalidad, nos indica una distribución mundial. La colección más importante de la que se “nutre” es la famosa *Mrs. Robert Gray Collection* que fue adquirida en dos partidas, en los años 1920 y 1937, con un total de 463 especímenes de los que la mayor parte, el 99,35 % se incorporaron en 1920 a *The Natural History Museum* de Londres.

La colección que se estudia consta de 1.131 especímenes, con un mínimo de 85 especies repartidas en once géneros, con una distribución que va desde el Cámbrico Superior, hace 501 millones de años, al Triásico Superior, 199,6 millones de años atrás; con una extensión que comprende todos los paleocontinentes, 165 yacimientos repartidos por todo el mundo. Por otra parte, el valor de la colección es inestimable, con un gran valor histórico, comprendiendo ejemplares con valor histórico, adquiridos desde 1841 hasta 1979, y un total de 27 ejemplares tipo.

Con el estudio de esta colección se pretende llegar a un mayor conocimiento de su registro estratigráfico y geográfico, su morfología, sus afinidades biológicas y sus relaciones filogenéticas.

Entre los objetivos del presente trabajo podemos destacar dos vertientes, una general del estudio de los conuláridos, y otra específica, del estudio de los conuláridos de *The Natural History Museum* de Londres.

Entre los objetivos generales tenemos el estudio morfológico y su terminología, así como la distribución geográfica y estratigráfica, afinidades biológicas de los mismos, modo de vida e investigación de los conuláridos desde un punto de vista histórico.

En lo que respecta a su morfología se propone un intento de unificación de los distintos términos en la literatura española, teniendo en cuenta todas las referencias bibliográficas a las que se ha tenido acceso y que figuran en el capítulo correspondiente, y a las que podemos acceder de un modo más explícito en el apartado de referencias bibliográficas que figura al final de este trabajo.

Se estudia, seguidamente, su distribución geográfica y estratigráfica por referencias bibliográficas y colecciones de museos consultados.

En cuanto a sus afinidades biológicas, se lleva a cabo un estudio histórico de las mismas, y se comparan los conuláridos con los distintos grupos a los que se les ha asociado –moluscos, gusanos, cnidarios, cordados y filo independiente–, para concluir con una mayor afinidad con los cnidarios escifozoos.

Como objetivos específicos figuran: el catálogo de dicha colección con las nuevas determinaciones acordes a las identificaciones taxonómicas actualizadas; la comparación, en cuanto importancia, de *The Natural History Museum* de Londres con respecto a otras colecciones de conuláridos en otros museos del mundo, el porcentaje de taxones genéricos y

específicos, y distribución estratigráfica y yacimientos de los diferentes museos; la sistemática del 66,57 % de los especímenes de la colección, después de realizarse un muestreo de los ejemplares mejor conservados, con características morfológicas mejor definidas, y con mayor información de los mismos, tanto a nivel estratigráfico, como geográfico; terminando con un análisis filogenético de los géneros; y la distribución geográfica y estratigráfica y relación con la morfología.

Se finalizará esta obra con conclusiones generales (terminología, afinidades biológicas, historia de la investigación, estudio museístico y filogenético de los once géneros estudiados de los que consta la colección) y otras específicas del estudio de su sistemática, tendencias temporales de la morfología, y bioestratigrafía.

Y como apéndices incluye el listado de los términos morfológicos utilizados en español y sus equivalencias en otros idiomas para las descripciones sistemáticas; la distribución estratigráfica de los yacimientos de la colección estudiada; un mapa del mundo con la situación de los 165 yacimientos de los 1.131 especímenes de los que consta la colección; un primer estudio de la colección de conuláridos más grande de España, la del Museo Nacional de Ciencias Naturales; el listado de los museos consultados, con su localización, conservadores que están al cargo de las colecciones, diversidad, abundancia y número de tipos en sus colecciones.



4- Metodología

4- Metodología

4- Metodología

La metodología de trabajo aplicada en esta tesis se resume en los siguientes pasos:

4.1- Recogida de datos

4.2- Estudio de la colección

4.3- Informatización de los datos obtenidos

4.4- Estudio sistemático

4.5- Relación de la información obtenida y aplicación al estudio

4.6- Tratamiento informático de los datos

4.1- Recogida de datos

4.1.1- Recopilación bibliográfica

Se ha realizado una búsqueda exhaustiva de los trabajos de cualquier tipo relacionados con los conuláridos, para lo que se han utilizado las principales bases de datos en Paleontología de diversos países, entre ellos España, Reino Unido, EE.UU., Australia, Francia, Italia, Holanda y Brasil. Estas bases documentales han sido:

<i>Absys</i>	<i>Geominer</i>
<i>Amicus</i>	<i>GeoRef</i>
<i>Biblio</i>	<i>Istituto Centrale per il Catalogo Unico</i>
<i>BN</i>	<i>(ICCU) Indice SBN (Roma)</i>
<i>British Library</i>	<i>KB Online Contents</i>
<i>Catalogue Bn-Opale plus France</i>	<i>Library of Congress online Catalog</i>
<i>Catalogue Collectif de France</i>	<i>National Library of Australia</i>
<i>Cisne</i>	<i>PantherCat online Catalog</i>
<i>Citation Index</i>	<i>Rebiun</i>
<i>Compludoc</i>	<i>Redlightgreen</i>
<i>Dedalus</i>	<i>Sistema de Documentação da UFRJ</i>
<i>Dialnet</i>	<i>UPM</i>
<i>Docu_Igme</i>	<i>Teseo</i>
<i>Fama</i>	<i>Webcat</i>

También se han visitado diferentes bibliotecas, destacando la Biblioteca General y de Paleontología de *The Natural History Museum* de Londres donde se consultaron textos clásicos, básicos para el estudio de estos organismos como Walcott (1886), Holm (1893), Slater (1907), Trechmann (1918), Zittel & Broili (1924) y Bouček (1928). Pudiendo acceder al texto completo de la mayoría de los trabajos.

4.1.2- Recopilación de catálogos

Búsqueda y compilación de catálogos de otros museos del mundo (ver apartados *Las colecciones de conuláridos en el mundo* y *Apéndice 6*) con toda la información posible, entre la que sería deseable: sigla, horizonte estratigráfico, localización geográfica y si es material tipo o no.

4.1.3- Estudio de los trabajos y manuscritos sobre el material de la colección

Lectura de trabajos precedentes realizados sobre material depositado en las colecciones de *The Natural History Museum* de Londres. Hay que destacar la monografía de Slater (1907) sobre los conuláridos británicos (*A Monograph of British Conulariae*).

Estudio del inventario de la colección y del material histórico anexo a la colección como manuscritos originales de Ida L. Slater de 1908 (figura 37).

4.1.4- Obtención de información científica de otros centros

Intercambio y obtención de información con investigadores de otros países (EE.UU., Suecia, Alemania, Francia, Suiza, etc.).

Primero se elaboró una lista con todos los organismos y museos donde figuran estudios de conuláridos, además de incluir las instituciones más importantes en el estudio de los invertebrados. Seguidamente, se mantuvo correspondencia (correos electrónicos o faxes) con los investigadores y conservadores al cargo de las colecciones para obtener información de la abundancia, diversidad y distribución geográfica y estratigráfica de los ejemplares que tenían, además de confirmar si continuaba el material tipo en los mismos organismos en donde son citados en la bibliografía histórica, consiguiendo una contestación favorable en las mayoría de las ocasiones. Dentro de última misma fase se pudieron recopilar muchas referencias bibliográficas que no se habían podido obtener por los medios habituales.

4.2- Estudio de la colección

4.2.1- Inventario de la colección

Realización del inventario de la colección de conuláridos de *The Natural History Museum* de Londres, con toda la información posible: si es material tipo o no y su localización en la bibliografía (páginas y figuras), horizonte estratigráfico, localización geográfica, determinación previa y actual después de su revisión.

4.2.2- Acotación del número de ejemplares a estudiar

Debido a que es la segunda colección más abundante del mundo en conuláridos, se ha tenido la necesidad de limitar el número de ejemplares a estudiar minuciosamente, para lo que se ha tomado como criterio de selección la calidad de conservación de la muestra y una buena información de la misma (respecto a su distribución geográfica y estratigráfica) para su posterior estudio.

4.2.3- Estudio del material tipo

Estudio del material tipo, tanto *de visu* como con microscopio (óptico y electrónico de barrido), fotografías digitales y comparación con las descripciones originales dadas por los autores de los taxones.

Dentro de este apartado se procede a blanquear las muestras con cloruro amónico que es reversible, para obtener una mayor calidad en las fotografías. Esto es importante con los tipos.

4.2.4- Estudio del material no-tipo

Determinación sistemática de los especímenes y comparación con el material tipo.

Dentro de esta fase se realiza un estudio biométrico para la posterior determinación y estudio de evolución del grupo. Consecuentemente se eligen los mejores ejemplares para la toma de fotografías.

4.2.5- Estudio histórico de la colección

Debido a la antigüedad de la colección y de la fecha de adquisición de los ejemplares, se realiza un estudio pormenorizado de la historia del material. Se han estudiado las etiquetas anexas al mismo y el inventario de la colección, para conocer las colecciones precedentes que la forman y en qué momento de la historia se incorporaron al Museo Británico. También se han estudiado los manuscritos de Ida L. Slater y de algunos investigadores del *Museo de La Plata* que consultaron estos ejemplares británicos hace más de dos décadas.

Un ejemplo del valor histórico significativo está en uno de los sintipos de Sowerby (1821), que fue quien describió la especie tipo del género por antonomasia de los conuláridos: *Conularia* Miller in Sowerby, 1821, ubicando fechas tan importantes como la adquisición de este ejemplar en 1860, o el traspaso de la mayor parte de colección de Mrs. Robert L. Gray en 1920, o ejemplares de la Cuenca de Bohemia vendidos por Joachim Barrande a *The Natural History Museum* de Londres en 1856.

4.3- Informatización de los datos obtenidos

Se elabora una base de datos en Microsoft ACCESS que agrupa toda la información geográfica, estratigráfica, ejemplares tipo, si éstos están figurados, su ubicación actual y sigla. De la misma forma se especifica, cuando es posible, el estado de conservación del espécimen y la referencia bibliográfica en la que se le cita, y si está figurado, además de la determinación original. Esta base de datos ya se empezó a elaborar con el comienzo del estudio de estos ejemplares (Sendino & Domínguez, 2006) y tiene los siguientes campos:

- Período
- Época
- Edad
- Paleocontinente / Dominio geológico
- Litoestratigrafía
- Ubicación geográfica del yacimiento
- Datos geológicos originales (por ejemplo *Étage D* de Barrande)
- Identificación taxonómica original
- Status* de dicho taxón
- Clasificación supragenérica
- Revisión taxonómica
- Ejemplares figurados
- Número de ejemplares consignados en el trabajo original
- Conservación de los mismos
- Referencias bibliográficas
- Observaciones

Se elabora otra base de datos en Microsoft EXCEL con información biométrica de los ejemplares para su posterior tratamiento en el estudio filogenético. Los campos que tiene esta otra base de datos son los enumerados en los caracteres en el apartado del estudio filogenético (dentro de *Estado actual y nuevos aportes al conocimiento sobre conuláridos*).

4.4- Estudio sistemático

En esta etapa se realiza una plantilla con todos los datos a observar y comparar con el material tipo para su posterior determinación y descripción en el apartado de sistemática, en el que se lleva a cabo una discusión exhaustiva entre la comparación del material tipo y resto de los ejemplares de la colección.

4.5- Relación de la información obtenida y aplicación al estudio

Como consecuencia de la recogida de datos y del estudio sistemático realizado, se realiza una integración de todos los datos para su posterior estudio paleobiogeográfico, estudio de evolución morfológica, etc.

Los mapas paleogeográficos empleados están basados en las reconstrucciones de Scotese (2001) y del Prof. Ron Blakey (Northern Arizona Univ., <http://jan.ucc.nau.edu/>) y para las divisiones del tiempo geológico se han utilizado las principales unidades geocronológicas y cronoestratigráficas aprobadas por el *U.S. Geological Survey Geologic Names Committee* en el año 2006 y publicado en 2007 y los pisos recopilados por Jim Ogg, publicados por el *International Commission on Stratigraphy* en 2007, a excepción de los ordovícicos que se basan en la Subcomisión sobre la Estratigrafía del Ordovícico (*Subcommission on Ordovician Stratigraphy, International Commission on Stratigraphy*) publicados en 2007. En las correspondencias de las formaciones ordovícicas de Bohemia y los pisos propuestos por la Subcomisión sobre la Estratigrafía del Ordovícico se ha seguido la propuesta de Fatka *et al.* (2006).

4.6- Tratamiento informático de los datos

Se estudia la base de datos en ACCESS con 13.117 conuláridos registrados, de la que se simplificará la información respecto a géneros y paleocontinentes y se exporta a una tabla en EXCEL y seguidamente se analiza con SPSS (Statistical Product and Service Solutions), basándose en el índice de Dice (*Dice Measure*) que se ha validado utilizando otros índices similares, y se han comprobado las hipótesis paleobiogeográficas (apartado de *Generalidades de los conuláridos*).

En lo que respecta al análisis filogenético se lleva a cabo con el programa PAUP 3.1.1 (*) (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), en PC Pentium® IV, en un entorno Executor 2.0 Ardi® emulador de Macintosh®. Los resultados de PAUP se analizan mediante MacClade 3.08, con especial énfasis en la optimización de caracteres para el que se empleará el criterio óptimo ACCTRAN (ACCElerrated TRANSformation).

(*) No se considera el empleo de PAUP* 4.0 debido a que es una versión beta, aunque haya sido utilizada habitualmente en publicaciones recientes.

En este trabajo cada vez que se haga referencia a *The Natural History Museum* de Londres lo denominaremos con la sigla NHM, y cuando se nombren las colecciones de las que está formada se hará con su nombre original en inglés, como la *Mrs. Robert Gray Collection*.

Por otra parte, se utilizarán los términos diversidad y abundancia a la hora de referirnos al número de taxones y frecuencia o número de ejemplares respectivamente.



5 - Generalidades de los conuláridos

5- Generalidades sobre los conuláridos

5- Generalidades sobre los conuláridos

5.1- Morfología y terminología de los conuláridos

5.2- Distribución geográfica y estratigráfica general de los conuláridos

5.3- Afinidades biológicas de los conuláridos

5.1- Morfología y terminología de los conuláridos

En este trabajo de tesis doctoral se seguirá la estandarización de la terminología en español propuesta por Sendino (2006). Éste es el paso previo para la descripción de los taxones de la colección estudiada.

La única parte del organismo que ha llegado hasta nuestros días es su exoesqueleto (figura 1). Es delgado, simétrico, con una forma piramidal aguda, invertida en su posición de vida, y con sección cuadrangular; con el extremo oral más ancho abierto, y el aboral más estrecho cerrado. Este último es el ápice que está unido a un tallo para afianzarse al substrato. Es, desde este ápice, cuando las caras triangulares de la forma piramidal se extienden, divergiendo aproximadamente 90°. El perfil puede ser modificado por las constricciones que veremos más adelante.



Figura 1. Exoesqueleto de *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845) con las constricciones más destacadas señaladas con flechas. De la Wenlock Limestone de Inglaterra (G 6273 del NHM)

En palabras de Kiderlen (1937: p. 116): “Die Conularienskelette ähneln vierseitigen Pyramiden, deren Höhe mehrfach die Seite der Grundfläche übertrifft. Häufig werden die Gehäuse mit der Spitze nach oben aufgestellt oder abgebildet. Die Stellung des lebenden Tieres war jedoch in der Regel umgekehrt; die Spitze hat nach unten gewiesen. Nur bei phylogenetisch jüngeren Formen fand innerhalb des Individualzyklus eine Drehung, Schalenspitze nach oben, statt,

entsprechend der Drehung vom Polypen- zum Medusenstadium bei rezenten Scyphozoa” (Los esqueletos de los conuláridos se parecen a pirámides de cuatro lados, su altura supera muchas veces el lado de la base. Los exoesqueletos frecuentemente son representados o figurados con el ápice hacia arriba, sin embargo la posición del animal vivo era al contrario, con el ápice apuntando hacia abajo. Sólo se ha encontrado una variación dentro del ciclo individual en las formas filogenéticas más jóvenes, con el ápice hacia arriba, en lugar de, acorde con la transformación del pólipo, en la etapa medusoide como en los Scyphozoa actuales).

Para describir esta morfología utilizaremos términos anatómicos que ya utilizaron anteriormente autores como Slater (1907), Bouček (1928), Bouček & Ulrich (1929), Kiderlen (1937), Sinclair (1940b, 1942a, b, 1943a, b, 1946, 1948a, 1952), Richardson (1942), Moore & Harrington (1956b), Serpagli (1969), Bischoff (1978), Babcock & Feldmann (1986a, b, c) –en parte–, Babcock (1991a, b) –en parte–, Van Iten (1992b), Jerre (1993, 1994a, b) – Jerre (1993) sigue mayoritariamente la terminología de Babcock & Feldmann (1986a, b, c) y la amplía con algunos términos referentes a las partes microscópicas–, Van Iten *et al.* (1996), Van Iten *et al.* (2000), Hughes *et al.* (2000), Ivantsov & Fedonkin (2002) y Leme (2006), entre otros, pero en español.

Los términos descriptivos utilizados por Babcock & Feldmann (1986a, b, c) son muy apropiados, a excepción del concepto de barras y tegumento. Los completaremos, fundamentalmente, con los de Bischoff (1978), Jerre (1993) y Hughes *et al.* (2000).

Dependiendo de la ornamentación que encontremos en las caras que conforman este exoesqueleto, se podrá discriminar taxonómicamente hasta el nivel de especie, de ahí la importancia de unificar la terminología de los Conulariidae.

La región apical, la más aguda, puede estar cerrada por un tabique apical o por el ápice propiamente dicho y la región abertural, la más ancha, puede o no estar cerrada por las terminaciones aberturales.

En las caras encontramos cierta ornamentación, que puede ser tanto transversal como longitudinal, o ambas. La transversal se basa en costillas transversales que alternan o son coalescentes en la línea media de la cara y/o aristas, y tubérculos que portan las mismas. Y la longitudinal se basa en costillas longitudinales, que pueden ser formadas por la concatenación de tubérculos o crestas intercostales en disposición longitudinal.

Las líneas longitudinales predominantes que dividen las caras son las líneas segmentales, que incluyen la línea media, líneas secundarias y líneas accesorias. La línea media divide cada cara en dos partes iguales. Esta línea puede sufrir un engrosamiento hacia el interior del exoesqueleto y formar el septo en algunas de las especies. Las líneas secundarias bordean a la línea media, y junto con la línea media dividen cada cara en cuatro partes. Las líneas accesorias vuelven a fraccionar cada mitad de cada cara en dos. En el caso de coexistir línea media, líneas secundarias y accesorias, cada cara será dividida en seis partes.

Por una parte, distinguiremos los elementos morfológicos en el exoesqueleto mismo como un conjunto, y por otra, en el interior del mismo (tabla 1). Dentro de estos grupos se seguirá un orden alfabético, para ello nos apoyaremos principalmente en el esquema adjunto de un arquetipo (figura 2) en el que quedan reflejados la mayoría de todos los elementos morfológicos que podemos encontrar en el exoesqueleto de cualquier Conulariidae.

EN EL EXOESQUELETO COMO CONJUNTO	ABERTURA	
	ÁPICE	
	ARISTA	
	CARA	
	ÁNGULO APICAL	
	ÁNGULO INTERCOSTAL	
	COSTILLA LONGITUDINAL	
	COSTILLA TRANSVERSAL	
	CRESTA INTERCOSTAL	ADABERTURAL ADAPICAL
	ESPACIO INTERCOSTAL O INTERESPACIO	
	INCLINACIÓN DE LAS COSTILLAS TRANSVERSALES	
	LÍNEA ACCESORIA	
	LÍNEA MEDIA	
	LÍNEA SECUNDARIA	
	SURCO INTERCOSTAL	
	TUBÉRCULO	
	CONSTRICCIÓN	
	MARGEN DE LA TERMINACIÓN ABERTURAL	
	SECCIÓN TRANSVERSAL	
	SURCO ANGULAR	
	TABIQUE APICAL	
	TALLO	
	TERMINACIÓN ABERTURAL	
EN EL INTERIOR DEL EXOESQUELETO	CARENA	
	CAVIDAD INTERNA	
	CRESTAS SEPTALES PARES	
	SEPTO	CRESTA SEPTAL SEPTO BIFURCADO DISTALMENTE

Tabla 1. Elementos morfológicos de los Conulariidae Walcott, 1886

Aparte de la descripción en cada término morfológico se figuran sus equivalentes en otros idiomas (*Apéndice 1*) utilizados por los distintos autores que se han dedicado al estudio de estos organismos. Estos idiomas son: inglés, francés, alemán, sueco, checo y portugués.

Por último, se planteará, en este apartado, una discusión sobre el término *base de fijación*, que para algunos autores es un elemento característico de los conuláridos y otra sobre el *septo*, estructura morfológica que, dependiendo de los autores, es denominado con ese nombre o con otro que se refiere a otra estructura interna, con lo que confiere confusión.

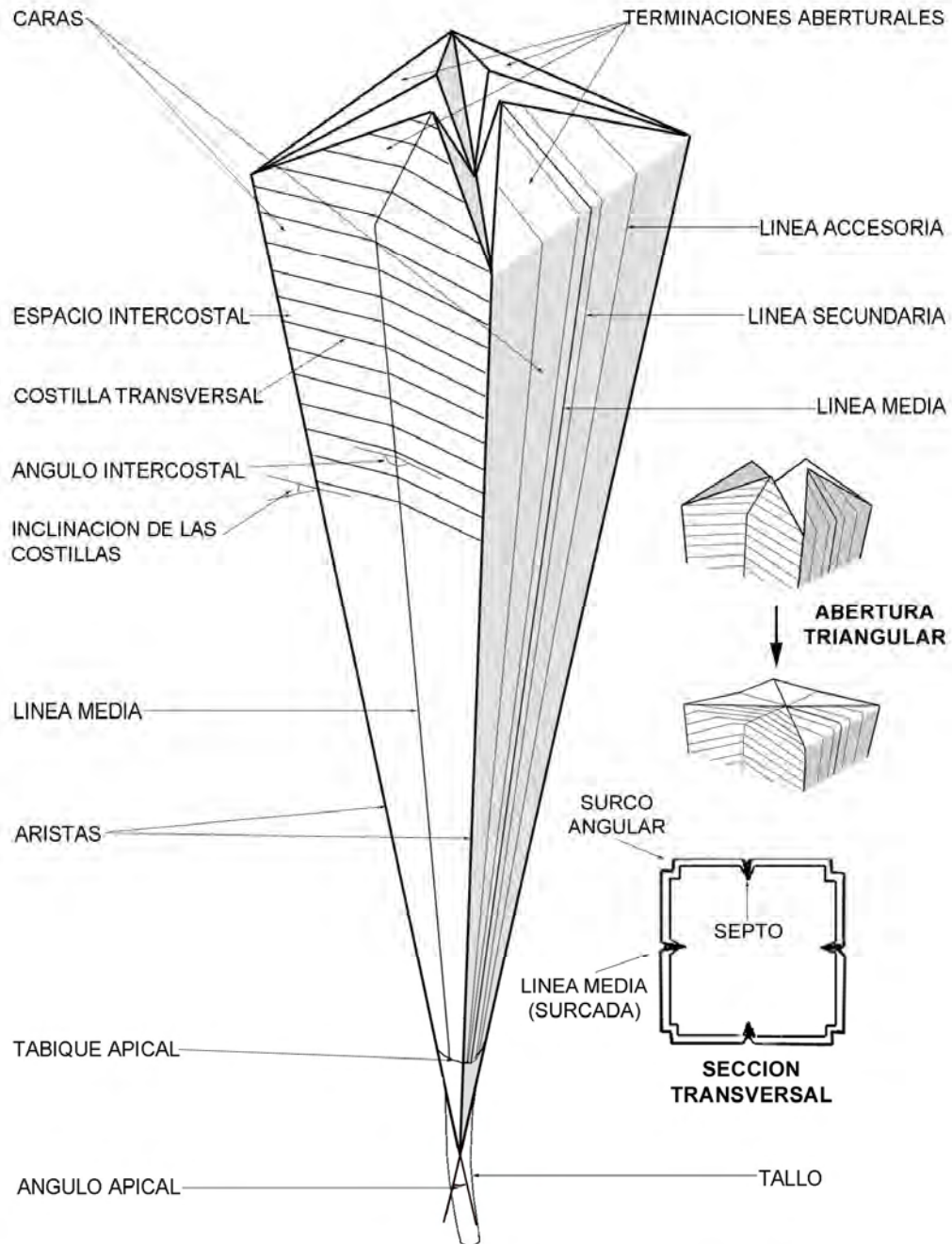


Figura 2. Arquetipo de conulárido con la mayoría de los elementos morfológicos del exoesqueleto de Conulariidae y cierre de tipo plegado; sección transversal; y cierre de abertura triangular

5.1.1- Descripción de los elementos morfológicos

En el exoesqueleto como conjunto se pueden definir las siguientes estructuras:

- | | |
|---------------------------------------|--------------------------|
| a. Abertura | g. Sección transversal |
| b. Ápice | h. Surco angular |
| c. Arista | i. Tabique apical |
| d. Cara | j. Tallo |
| e. Constricción | k. Terminación abertural |
| f. Margen de la terminación abertural | |

a. Abertura:

Estructura que se sitúa en la parte más ancha del exoesqueleto y por la cual los Conulariidae se conectaban con el exterior. Puede estar cerrada parcial, o totalmente, debido al encurvamiento de las *terminaciones aberturales* que forman parte de este elemento (figura 2). El cierre de la abertura se producía debido a la contracción/distensión del músculo de la carena, que sería el responsable directo de este cierre (Bischoff, 1978). Cuando el ser vivo, que se alojaba en la parte interna, se contraía, provocaba un movimiento del músculo que rodea a la carena hacia el interior, debido a la flexibilidad del mismo que es mayor que la del músculo septal. Se corresponde externamente con la zona de la arista y el septal con la línea media. Esto se debe a que la zona de la línea media coincide internamente con el punto de apoyo de las partes blandas del organismo sobre el interior del exoesqueleto. Así, en el crecimiento del individuo, la convexidad de su forma apuntaba hacia la abertura y reforzaba internamente el exoesqueleto. Gráficamente, en una sección transversal del organismo, se puede comparar con un círculo circunscrito a un cuadrado, con lo que los lados del cuadrado están en contacto con el círculo.

Bischoff (1978) asumió que la contracción que provocaría el cierre de las terminaciones aberturales, empezaría en la zona aboral, replegando las aristas hacia el interior. Acorde a los especímenes que estudió, hay “muchos” taxones sin refuerzos de las aristas, indicando que la región oral está libre en esa zona, sin posibilidad de haber tenido algún músculo que provocase el encurvamiento de las terminaciones aberturales. Sin embargo, asumió que la región aboral está unida al interior del exoesqueleto secretando continuamente capas que le refuerzan, y que son paralelas tanto a la superficie interna como externa del exoesqueleto y la superficie

externa de las partes blandas del individuo. Así, con el crecimiento del individuo, coincidiría el punto de curvatura máxima de las capas que contactan con las partes blandas en la zona de la línea media, siendo esa zona circundante la más rígida, dejando, por tanto, la zona de las aristas mucho más flexible, con lo que cuando se produjese la contracción se haría en la parte aboral.

Esta afirmación nos ha hecho reflexionar si los taxones en los que aparecen terminaciones aberturales tienen alguna estructura especial en las aristas, o si éstas están siempre surcadas, y he podido comprobar que coincide el hecho de tener surcos angulares y terminaciones aberturales. Pero, también es verdad, que la mayoría de los taxones tienen surco angular, y en el caso de los géneros estudiados en el NHM, todos tienen surco angular, con lo que no se puede ratificar la aseveración de Bischoff (1978) que fue comprobada en individuos mayoritariamente defectuosos y fragmentados, que han sido excluidos de los conuláridos (Babcock, 1991b).

Por otra parte, Moore & Harrington (1956b) consideraron el margen de la terminación abertural como una línea de flexión por la que el exoesqueleto se replegaría para cerrar la abertura. Sin embargo, Babcock & Feldmann (1986c) cuestionan esta posible línea de flexión, al no haberla encontrado en más de 70 ejemplares que estudiaron con abertura cerrada en parte o totalmente, además de observar que esa línea no es recta, sino que suele tener la forma de las costillas transversales o un trazo arbitrario. Asimismo, pudieron observar que dicha línea no tiene un emplazamiento equitativo en las cuatro caras que conforman el exoesqueleto de un mismo individuo.

Se han distinguido en la abertura tres tipos de cierre según su forma y mecánica. Estos tres tipos de cierre según Kiderlen (1937), Moore & Harrington (1956b) y Bischoff (1978) son:

a.1- *Plegado*: consta de terminaciones aberturales triangulares que coinciden al cerrarse la abertura. En este cierre, el margen de la terminación abertural con la cara, forma un ángulo recto con cualquiera de los márgenes adyacentes y disposición paralela respecto al opuesto y, perpendicular a la línea media. El exoesqueleto se cierra totalmente con un encurvamiento (figura 3A). Este mecanismo de cierre sería demasiado complejo (Bischoff, 1978), sobre todo cuando el margen de la terminación abertural con la cara, se disponía oblicuamente a las costillas transversales. Por lo que el cierre sólo se debió de producir en casos muy puntuales, como en la estrobilización (fisión transversa del extremo oral) o inmediatamente posterior a la muerte del individuo, por una excesiva contracción de las partes blandas como ocurre con el escifopólipo *Stephanoscyphus* Allman, 1874.

a.2- *Triangular*: consta de terminaciones aberturales triangulares que coinciden al cerrarse la abertura. Pero, en este cierre el margen de la terminación abertural con la cara no forma ángulo recto con los adyacentes (figura 2 y 3B). Y en este caso las costillas transversales no suelen disponerse oblicuamente al margen de la

terminación abertural con la cara, sino paralelas. Este cierre aísla completamente al individuo del exterior (Bischoff, 1978). Es el tipo que más se ha observado en la colección del NHM.

a.3- *Lobulado*: consta de terminaciones aberturales semicirculares que al cerrarse la abertura no llegan a coincidir una con la otra, tanto en el caso de las adyacentes como de las opuestas (figura 3C). El margen de la terminación abertural, al igual que en el cierre triangular, no forma ángulo recto con los márgenes adyacentes. Las costillas transversales se suelen disponer paralelamente respecto al margen de la terminación abertural con la cara, con lo que daría fragilidad en esa zona, además de no tener ningún refuerzo. Este tipo de abertura no cierra completamente el exoesqueleto. Acorde con Bischoff (1978) es el tipo más común.

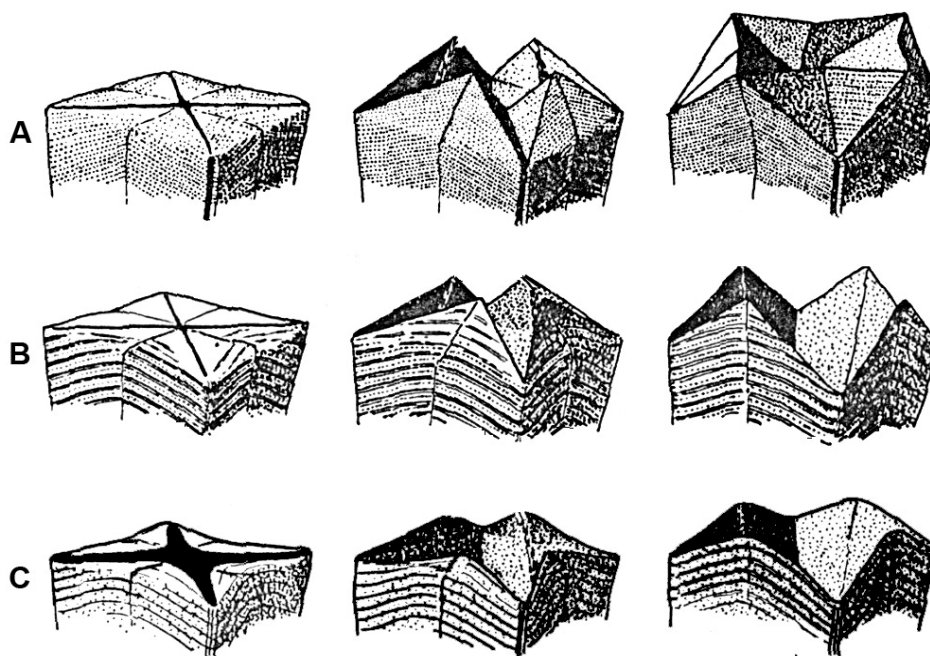


Figura 3. Tipos de cierres: plegado (A), triangular (B) y lobulado (C), con distintas fases desde abertura cerrada a abierta, de izquierda a derecha (Moore & Harrington, 1956b)

En esta zona se ha observado un mayor número de replegamientos que no pueden ser de origen tafonómico, ya que tras la muerte del organismo el cuerpo quedaría en posición horizontal sobre el substrato, donde se colapsarían por igual las caras como las terminaciones aberturales, lo que nos ratifica la mayor flexibilidad de esta región.

De todas las muestras que he podido estudiar en las colecciones del Reino Unido, EE.UU. y Canadá, con más de 2000 especímenes, no he observado en ninguno el cierre tipo plegado. También es verdad que son muy pocos los casos en que los ejemplares se preservan en tres

dimensiones guardando su forma original, sino que sólo se conserva parte del exoesqueleto, como una o dos de las caras. Por lo tanto, hemos podido confundir el plegado con el triangular, ya que ambos tienen terminaciones aberturales triangulares.

b. *Ápice*:

Es la terminación del exoesqueleto en su parte más aguda, opuesta a la abertura, y con una forma ligeramente roma. Es, por tanto, el punto donde se unen las cuatro caras (figura 2). Este elemento morfológico aparece en muy pocas ocasiones. No se suele conservar, porque lo normal es encontrar el exoesqueleto truncado, o puede que con un extremo redondeado en el caso de tener tabique apical (ver diferencia en la figura 4).



Figura 4. Ápice (a la izquierda) y tabique apical (a la derecha) de *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832) del Gres de May de Normandía y Budleigh Salterton Pebble Beds de Inglaterra (PG 4465 y G 15288 respectivamente, del NHM)

Babcock & Feldmann (1986a, b) distinguen dos tipos de ápice: biológico o morfológico y el hipotético.

- b.1- *Apice biológico o morfológico*: es la terminación más estrecha del exoesqueleto donde los cuatro lados se unen en un único punto, como está definido más arriba.
- b.2- *Apice hipotético*: es el punto en el espacio en que se unen las prolongaciones de dos aristas que conforman una cara del exoesqueleto. Puede o no coincidir con el ápice biológico.

Fue denominado por Meléndez (1950) *vértice*, pero con objeto de unificar la terminología con la de otros idiomas es preferible que se utilice el término *ápice*.

c. *Arista*:

Es la línea longitudinal que separa dos caras contiguas del exoesqueleto (figura 2). Meléndez (1950) fue el primero en utilizar el término de arista.

d. *Cara*:

Es cada una de las superficies de la pirámide que junto con las terminaciones aberturales constituyen el exoesqueleto. Está delimitada por el margen de la terminación abertural correspondiente, el ápice o tabique apical, y las aristas y/o surcos angulares (figura 2). Tiene la forma triangular característica. Cada una de las caras puede estar cubierta por alguno o varios de los elementos que conforman la ornamentación, como son las costillas transversales, costillas longitudinales, tubérculos y crestas intercostales.

En el caso de exoesqueletos con sección transversal rectangular se pueden distinguir dos tipos de cara:

- *Cara ancha*: la más ancha de dos caras adyacentes.
- *Cara estrecha*: la más estrecha de dos caras adyacentes.

La denominación de *cara* fue utilizada por primera vez por Meléndez (1950).

En la cara podemos encontrar los siguientes elementos:

- | | |
|---|--|
| d.1- Ángulo apical | d.7- Inclinação de las costillas transversales |
| d.2- Ángulo intercostal | d.8- Línea accesoria |
| d.3- Costilla longitudinal | d.9- Línea media |
| d.4- Costilla transversal | d.10- Línea secundaria |
| d.5- Cresta intercostal: adabertural y adapical | d.11- Surco intercostal |
| d.6- Espacio intercostal o interespacio | d.12- Tubérculo |

d.1- Ángulo apical:

Es el ángulo que forman las aristas de una cara en el vértice del exoesqueleto (figura 2). He podido comprobar que este ángulo oscila entre los 3º y 39º en los especímenes estudiados en la colección del NHM. Dichos ángulos corresponden a *Notoconularia neozeolandensis* n. sp. y *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) respectivamente.

Lógicamente la forma piramidal que tienen los exoesqueletos de los conuláridos no es una forma perfecta, con lo que el ángulo apical no es igual al abertural, y algunos autores como Barrande (1867) y Bouček (1928) distinguen entre ángulo apical inicial, que es el apical *s.str.* y ángulo apical distal, que es el ángulo abertural. Normalmente el apical es mayor que el abertural, aunque hay especímenes que no guardan esta regla (Bouček, 1939).

Por otra parte, en el caso de exoesqueletos con secciones transversales rectangulares se pueden distinguir dos ángulos apicales distintos, el de la cara ancha y el de la cara estrecha (Babcock & Feldmann, 1986c).

d.2- Ángulo intercostal:

Es el formado por las costillas transversales en la zona de la línea media (figura 2). En los especímenes del NHM este ángulo oscila entre 110º y 180º en *Conularia perneri* Želízko, 1911 y *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867) respectivamente.

d.3.- Costilla longitudinal:

Cada cresta que recorre longitudinalmente el exoesqueleto.

Puede estar formada por tubérculos o crestas intercostales unidas longitudinalmente.

d.4- Costilla transversal:

Cada cresta que recorre en el sentido transversal la mitad de una cara del exoesqueleto. Se dirige desde la arista o surco angular, en el caso de que lo posean, a la línea media de cada cara. La dirección de estas crestas suele tener un punto de inflexión hacia la abertura, en las proximidades de la línea media, donde pueden ser coalescentes o alternar con las crestas de la otra mitad de la misma cara (ver figuras 2 y 5).

Acorde a Babcock & Feldmann (1986a), en el caso particular de la existencia de surco angular, sólo cabe la posibilidad de alternar las costillas de una cara con las de la cara adyacente. Pero,

se ha podido comprobar en los ejemplares de la colección que se ha estudiado, que también pueden ser coalescentes como se puede observar, por citar algunos ejemplos, en las siguientes especies: *Conularia planiseptata* Slater, 1907, *Conularia plicata* Slater, 1907, *Ctenoconularia cunctata* (Reed, 1933), *Ctenoconularia hispida* (Slater, 1907), *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884), *Metaconularia imperialis* (Barrande, 1867), *Metaconularia punctata* (Slater, 1907) y *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832).

Este tipo de costilla puede portar tubérculos y/o crestas intercostales (ver en la sección correspondiente).

La costilla transversal fue denominada por Babcock & Feldmann (1986c) y Jerre (1993) como “rod” (barra), y considerada como una unidad independiente que hacía el exoesqueleto de los conuláridos diferente a cualquier otro organismo en el Reino Animal, de ahí que los incluyesen en un filo independiente. Pero, lo que realmente observaron estos autores es la costilla transversal (Van Iten *et al.*, 2000), la misma estructura que se ha definido aquí, que contiene la misma microestructura del resto del exoesqueleto.

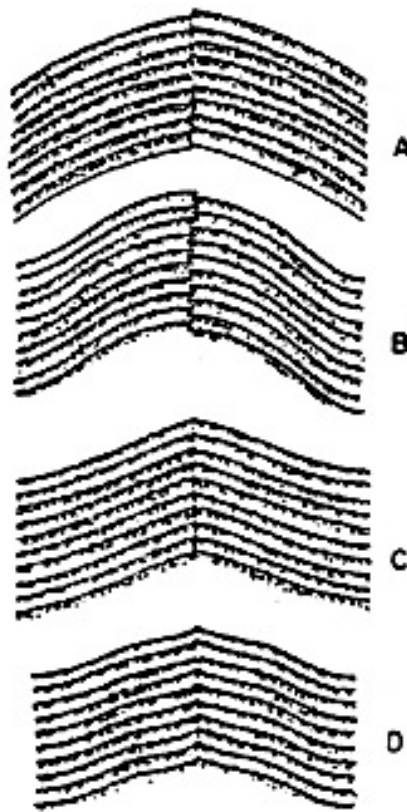


Figura 5. Tipos de conexiones de las costillas transversales (según Babcock & Feldmann, 1986c): arco gótico (A), curva flexionada (B), arco gótico flexionado (C) y curva angulosa (D)

Un carácter diagnóstico para discriminar especies es el tipo de conexión de las costillas transversales en su conjunto. Los primeros autores en utilizarlo fueron Holm (1893) y Richardson (1942). Posteriormente, Babcock & Feldmann (1986c) distinguen cuatro tipos:

- d.4.1- *Conexión en arco gótico*: cuando dos costillas transversales adyacentes de una misma cara forman un arco, que en la zona de la línea media es un ángulo obtuso con la concavidad hacia el ápice (figura 5A).
- d.4.2- *Conexión en curva flexionada*: cuando dos costillas transversales adyacentes de una misma cara constituyen un gran arco, de concavidad hacia el ápice en la zona de la línea media, y con una pequeña vuelta de convexidad hacia la abertura en las proximidades marginales longitudinales de las caras (figura 5B).
- d.4.3- *Conexión en arco gótico flexionado*: cuando dos costillas transversales adyacentes de la misma cara forman un arco en la zona de la línea media, que define un ángulo intercostal obtuso en ésta, cóncavo hacia el ápice, y en las proximidades de las aristas con una pequeña vuelta con convexidad hacia la abertura (figura 5C).
- d.4.4- *Conexión en curva angulosa*: cuando dos costillas transversales adyacentes de una misma cara forman un gran arco, cóncavo hacia el ápice, que es interrumpido por un débil punto en el sentido abertural en la línea media, y por suaves vueltas hacia la abertura en las proximidades de las aristas (figura 5D).

Babcock & Feldmann (1986a) denominaron estas conexiones como *articulaciones* al igual que yo utilicé previamente (Sendino, 2006) o Leme (2006), pero creo más apropiado denominarlas conexiones, debido a su falta de movimiento y estar integradas en el conjunto del exoesqueleto. Estos mismos autores distinguen dos modelos además de los cuatro tipos de conexiones. Para observarlos se dispone el conulárido con la abertura hacia arriba, y se estudian las costillas por pares. Se observa una costilla y la siguiente de la otra mitad de la cara en los márgenes faciales. Así, si la costilla que ocupa la posición derecha está más próxima a la abertura que la izquierda, es decir, la costilla derecha está por encima de la izquierda, es el *modelo de conexión derecho superior* y en el caso contrario, cuando fuese la izquierda más próxima a la abertura, sería *modelo izquierdo superior*. Dependiendo de qué modelo sea más abundante puede ayudar a distinguir entre ciertas especies. En el estudio de los especímenes del NHM no se ha tenido en cuenta estos modelos por dos motivos: El primero, es que no todas las aristas o surcos angulares se han conservado lo suficientemente bien como para discernir diferentes modelos; y segundo, porque en los casos particulares que se ha podido observar, había un número de ejemplares suficiente que ha facilitado su determinación sin necesidad de utilizar esta característica.

Podemos encontrar con cierta frecuencia en la literatura el término *cresta transversal*, y no costilla transversal, para resaltar el relieve de esta última, pero tan sólo desde un punto de

vista netamente descriptivo. Pero, sin embargo, hay ciertos autores que distinguen entre *costilla* y *cresta transversal*. Jerre (1993) define la *cresta transversal* como una estructura más masiva, y que no suele tener crestas intercostales asociadas, y por el contrario Babcock & Feldmann (1986c) sí asocian crestas intercostales con la cresta transversal, además de tubérculos. Para una mayor uniformidad y con el objeto de evitar confusiones sería recomendable no utilizar el término de “*cresta*” (Sendino, 2006).

El conjunto de costillas transversales y longitudinales da lugar a la *ornamentación tuberculada* o *reticulada* en la capa más externa del exoesqueleto. La primera se forma cuando aparecen tubérculos, como se puede observar en los géneros *Glyptoconularia* Sinclair, 1952, *Metaconularia* Foerste, 1928 y *Pseudoconularia* Bouček, 1939. Y en el caso de la *ornamentación reticulada* las costillas transversales y longitudinales dan lugar a una retícula como es el caso de *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986 (Hughes *et al.*, 2000).

Meléndez (1950) denominó a la costilla transversal, por primera vez en español, como *línea transversal*, pero no especificaba su forma y podía también referirse al espacio intercostal, por lo tanto es un término confuso.

d.5- *Cresta intercostal*:

Cada uno de los penachos que se proyectan desde la costilla transversal en el espacio intercostal. La concatenación de las crestas intercostales a lo largo del exoesqueleto puede formar costillas longitudinales (Van Iten *et al.*, 1996).

La cresta intercostal es una estructura sólida y estrecha que puede ser más o menos larga, y cuyo eje forma un ángulo recto con la dirección de la costilla transversal, desde la cual va disminuyendo en grosor gradualmente hasta el punto más distal de la misma. La proyección de estos penachos puede ser, sólo hacia la abertura, o hacia la abertura y el ápice (Babcock & Feldmann, 1986a, Jerre, 1993). En el caso de tener los dos tipos, los del sentido abertural suelen ser más largos que los adapicales.

d.5.1- *Cresta intercostal adabertural*: la que se sitúa en el lado más cercano de la abertura en la costilla transversal (figura 6).

d.5.2- *Cresta intercostal adapical*: la que se sitúa en el lado más cercano del ápice en la costilla transversal (figura 6).

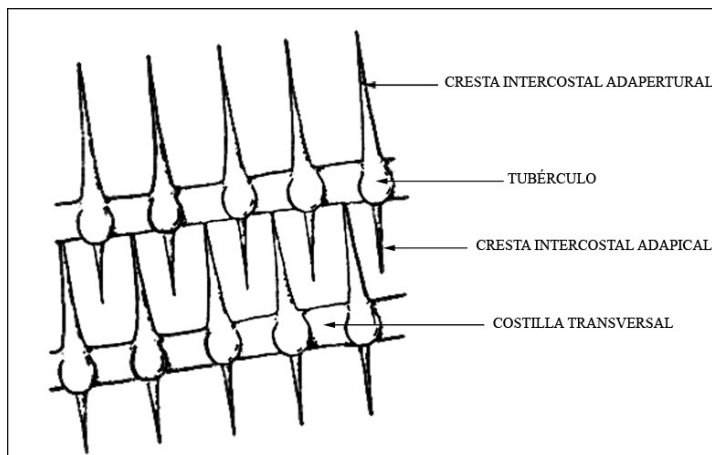


Figura 6. Situación de las crestas intercostales: adabertural y adapical, junto a los tubérculos en las costillas transversales (según Babcock & Feldmann, 1986c)

Una observación que se apuntó en Sendino (2006), acorde a la literatura (Babcock & Feldmann, 1986a), fue que en el caso de coexistir crestas intercostales y tubérculos en las costillas transversales, los tubérculos se sitúan en la parte más cercana al ápice, y las crestas intercostales en la parte más cercana a la abertura. Por lo tanto, sólo coexistirían crestas intercostales adaberturales con los tubérculos, habiendo el mismo número de ambos. Pero, realmente, pueden coexistir ambos tipos de crestas intercostales con los tubérculos como se ha podido observar en ejemplares del NHM y como algunos autores han apuntado a la hora de describir especies como es el caso de *Conularia albertensis* Reed, 1925 (Babcock *et al.*, 1987b: p. 216).

Babcock & Feldmann (1986a, 1986c) utilizaron el término de *spine* para referirse a cresta intercostal, pero como ya apuntó Jerre (1993) este término es confuso ya que su forma se aproxima más a una cresta y no a una espina.

d.6- *Espacio intercostal o interespacio:*

Es la zona comprendida entre dos costillas transversales contiguas en el sentido longitudinal del exoesqueleto (figura 2).

d.7- *Inclinación de las costillas transversales:*

Es el ángulo formado por la línea que conecta los dos puntos más distantes de una costilla, entre la línea media y la arista o surco angular, y la línea perpendicular a la arista en el punto donde la costilla intercepta con la arista o con el surco angular cuando lo haya (figura 2).

Lógicamente esta inclinación de las costillas transversales varía en el caso de ejemplares deformados, y puede incluso variar en los no deformados en un mismo ejemplar, dependiendo

del tipo de conexión y forma de las mismas (un mismo espécimen puede tener dos tipos de conexión influyendo en la medida de este ángulo), y la existencia o no de constricciones, pudiendo variar algunos grados respecto al resto del exoesqueleto.

Hasta ahora lo han tenido en cuenta Kiderlen (1937) ("*Skulpturkantewinkel*"), Babcock & Feldmann (1986a, 1986b, 1986c) y Babcock *et al.* (1990) ("*rod angle*").

d.8- Línea accesoria:

Cada recta imaginaria en sentido longitudinal, que divide la mitad de la cara en dos partes (figura 2). Así cada cara tiene dos líneas accesorias. Suele reflejarse por la ornamentación de la cara, o por su forma en cresta o surco, e incluso por cierta pigmentación que infiere un cambio de color en esa zona. Lo normal es que esta recta imaginaria divida la mitad de la cara en dos partes equivalentes, pero en algunas especies de conuláridos está más próxima a la línea media, un tercio del espacio entre la línea media y la arista.

Esta línea ha sido interpretada como huella de algún músculo tentacular (Kiderlen, 1937).

d.9- Línea media:

Es la recta imaginaria que se distingue en la mitad de cada cara en el sentido longitudinal, la cual divide a la cara en dos mitades iguales (figura 2). Se refleja por una cresta, o por un surco, o por una línea pigmentada en un color distinto al resto del exoesqueleto (Bouček, 1939; Babcock & Feldmann, 1986a; Jerre, 1993), o por la confluencia de las costillas transversales (Kiderlen, 1937; Meléndez, 1950; Jerre, 1993). Bischoff (1978) afirmó que en el caso de la línea media en surco, esta depresión habría servido como "*food groove*" (surco alimentario), en el que se habría depositado el alimento que nutriría al ser vivo.

El ancho de esta línea media oscila entre 0,15 (*Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842) y 3,50 (*Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867) y *Pseudoconularia nobilis* (Barrande, 1867)) en los taxones estudiados en el NHM.

Meléndez (1950) fue el primero en describir la línea media en español con el término de *línea parietal*.

d.10- Línea secundaria:

Cada una de las rectas imaginarias que flanquea a la línea media de las caras (figura 2). Por lo tanto hay dos líneas secundarias por cara, al igual que en el caso de las accesorias. Este elemento morfológico se corresponde con la posición de una cresta septal en el interior del exoesqueleto. Y, al igual que ocurre con la línea accesoria o la media, se refleja por el cambio de ornamentación, o por un surco, o una cresta, o sencillamente por el cambio de color, como cita Kiderlen (1937) con *Metaconularia solitaria* (Barrande, 1867), *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) (ver lámina 20: figura 5), *Metaconularia bilineata* (Lindström, 1884) y *Metaconularia punctata* (Slater, 1907)

d.11- Surco intercostal:

Es que está formado entre dos costillas transversales, en el espacio intercostal.

d.12- Tubérculo:

Cada una de las protuberancias de forma semiesférica o semicúbica que se localiza sobre las costillas transversales (fig. 4). Meléndez (1950) consideró que los tubérculos se desarrollaban en la intersección de las costillas transversales con las longitudinales, pero es posible encontrarlos sin que estén asociados a ninguna intersección. Hay casos en que los tubérculos son de tal dimensión que llegan a unirse unos con otros, como es el caso de *Pseudoconularia* Bouček, 1939, taxón en el que los tubérculos sobrepasan la costilla transversal, abarcando el espacio intercostal, conectando una costilla con la contigua en el sentido longitudinal.

Lo que más influye en la clasificación, respecto a este elemento morfológico, es su densidad y cómo varía dependiendo de su distancia al ápice. Ya desde tiempos de Holm (1893) se ha tenido en cuenta la densidad en la diagnosis de las especies, y cómo varía con la distancia al ápice desde Kiderlen (1937).

Barrande (1867) pudo observar en reiteradas ocasiones que los tubérculos podían tener sus extremos abiertos y dirigidos hacia la abertura del exoesqueleto. Más tarde, Kozłowski (1968) relacionó la observación de Barrande (1867) con su teoría de organismos de esqueleto interno, llegando a la conclusión que las puntas estarían abiertas en vida del animal y conectarían con él. A esto añadiremos que los especímenes que estudió R. Kozłowski fueron realmente organismos de esqueleto interno que no tendrían que ver, en absoluto, con los Conulariidae, tanto en su simetría como en parte de sus elementos morfológicos y el modo de secreción del esqueleto, internamente. En el caso de los falsos conuláridos contaban con lo que él denominó “gorgueras” y “choanophymes” que no coinciden, en absoluto, con la ornamentación de los Conulariidae. En un análisis de grupo llevado a cabo por Babcock (1991b) no resultaron ser conuláridos.

e. *Constricción:*

Depresión intercostal más acusada que cualquiera de los espacios intercostales. Se sitúa en la misma posición relativa en las cuatro caras (figura 1). El conjunto de las constricciones modifican el perfil del exoesqueleto, por lo que puede variar la inclinación de las costillas transversales en dichas zonas que aparecen las depresiones, convergiendo o no. Las constricciones indican un crecimiento interrumpido o intermitente. Así, en el ciclo individual del ser vivo alternarían períodos de tranquilidad o bajo crecimiento, con períodos de mayor crecimiento (Babcock & Feldmann, 1986a, b).

f. *Margen de la terminación abertural:*

Es el extremo de la terminación abertural con la cara.

Se correspondería con la línea de flexión por la que la terminación abertural tendría la movilidad para cerrar o abrir la abertura (Moore & Harrington, 1956b) (ver apartado *abertura*).

g. *Sección transversal:*

Es la figura que se obtiene en un corte perpendicular al exoesqueleto. Lo normal es que sea cuadrangular (figura 2), pero también hay casos teratológicos con sección triangular y hexagonal (Barrande, 1867; Babcock & Feldmann, 1987a). La sección transversal se transformaría con la distorsión *postmortem*, como se puede intuir al observar algunos especímenes parcialmente deformados de con (figura 7). Barrande (1867) y Kiderlen (1937) figuraron algunos ejemplares en los que se puede observar improntas de epizoos elípticas sobre sus exoesqueletos, en lugar de circulares como ocurre en los ejemplares no deformados (Barrande, 1867). Ciertos especímenes citados por Barrande (1867) y otros a los que he tenido la oportunidad de estudiar, de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867), presentan la sección cuadrada en su parte aboral y posteriormente triangular. Esto es debido a que el crecimiento del organismo el exoesqueleto pierde una cara y, consecuentemente, una arista, pasando de cuadrada a triangular (figura 8). La explicación podría ser debida a casos teratológicos, o probablemente por haber sufrido una patología. El hecho de que no haya casos aislados de individuos, sino que aparece en una parte importante de la población de la citada especie, nos hace reflexionar que estos organismos pudieron ser víctimas de una patología que les hiciese perder una de sus caras con su crecimiento.



Figura 7. Espécimen deformado de *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832), del Gres de May de Normandía (3409b del NHM), cuya sección transversal es afectada

Kiderlen (1937) formuló una ecuación para diferenciar secciones transversales rómbicas originales de rómbicas deformadas:

$$\cos \beta = \sqrt{d/a}$$

“a” es el ancho del exoesqueleto

“d” es la distancia desde la línea media a una de las aristas de la misma cara

“β” es la mitad del ángulo formado por dos aristas adyacentes

Esta fórmula relaciona la línea media, con la arista y la simetría del exoesqueleto. Así, un espécimen deformado, a pesar de no tener un plano de simetría, mantendrá la misma distancia de la línea media a la arista que el resto de los ejemplares de su misma especie.

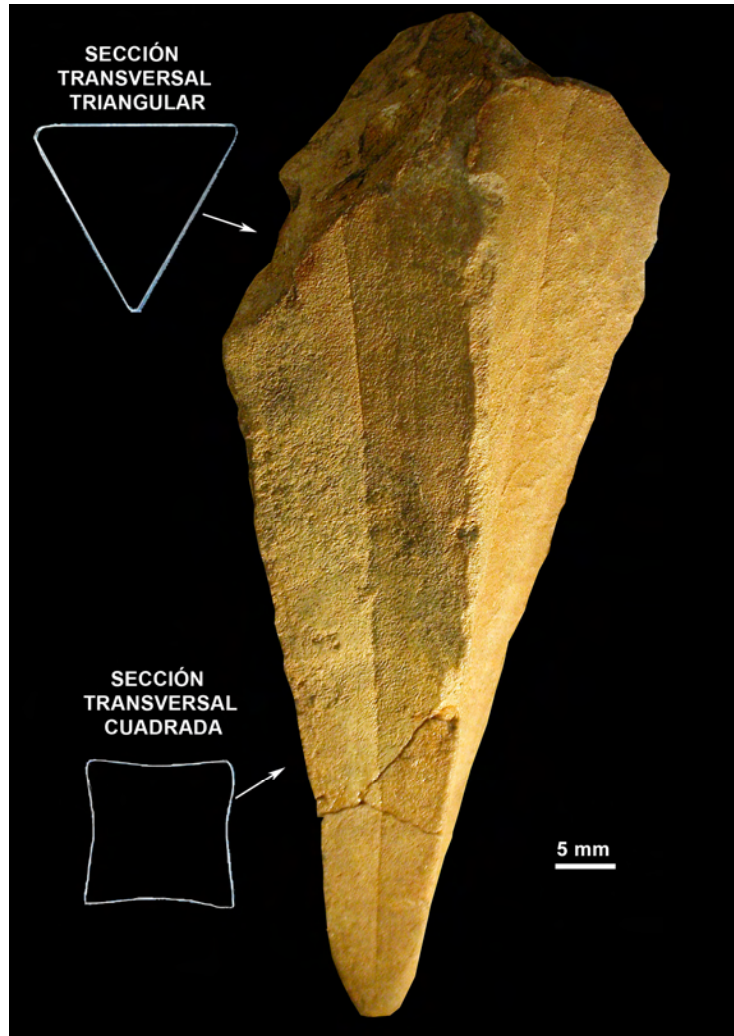


Figura 8. Espécimen de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867), del Caradoc de Bohemia (80386c del NHM), con sección transversal triangular y cuadrada en el mismo ejemplar

h. *Surco angular*:

Invaginación que puede desarrollarse en las aristas. Es también el lugar donde las costillas transversales de dos caras adyacentes son coalescentes o alternan.

Meléndez (1950) aludió a este elemento con el término de *surco longitudinal*, menos descriptivo que el propuesto.

i. *Tabique apical*:

Es la estructura transversal procélica que se observa cuando se ha desprendido el ápice. Suele tener forma redondeada y carece de ornamentación (figuras 2 y 4).

En los casos en los que el tabique no tiene una superficie lisa puede ser debido a que los tallos se podrían haber desprendido por la acción de la energía hidrodinámica (Babcock & Feldmann, 1986a; Van Iken, 1991a). Por otra parte, Babcock & Feldmann (1984) presuponen que en algunos casos los Conulariidae se desprendían periódicamente del ápice cuando no les era útil, dando una superficie irregular. En el caso de existir señales de desgarro o fractura irregular no parece apoyar la hipótesis del desprendimiento autónomo por parte del propio ser vivo.

En ciertos casos el tabique apical tiene forma asimétrica, curvada e irregular, debida, según Kiderlen (1937), a que esta estructura se formó a posteriori de la destrucción del ápice, privándole de protección.

Puede estar perforado o no. Acorde con Kiderlen (1937) parece que el imperforado perteneció a un individuo adulto y el perforado a uno juvenil. Sin embargo, Babcock & Feldmann (1986a, c) lo relacionan con la flexibilidad del exoesqueleto. Así, en el caso de aparecer una estructura circular y que no llega a perforar el centro del tabique apical se debería a la compresión de las partes blandas hacia la región apical del exoesqueleto. El tabique apical empieza como un engrosamiento del exoesqueleto, que ocupa los espacios correspondientes a las aristas y se interrumpe al nivel de las líneas medias, uniéndose a la capa interna del exoesqueleto en la parte distal al ápice. Este engrosamiento aumenta hacia el vértice hasta formar un anillo continuo, conservando siempre el mismo espesor de la capa superficial del exoesqueleto (Meléndez, 1950). La línea de unión del tabique con la capa interna suele aparecer en la parte más estrecha de alguna de las constricciones del exoesqueleto. Esto nos indica que los tabiques apicales pueden ser debidos al modelo de crecimiento por acreción (Babcock & Feldmann, 1986a).

En ciertas especies se ha podido observar dos tabiques apicales consecutivos como en *Conularia constricta* Eichwald, 1860 (Eichwald, 1860), *C. latesulcata* Eichwald, 1860 (Kiderlen, 1937), *C. quichua* Ulrich in Steinmann & Döderlein, 1890 (Kiderlen, 1937); o incluso tres o más tabiques apicales en *C. trentonensis* Hall, 1847 (Ulrich, 1892). En el estudio de Kiderlen (1937) se observa que no hay una constante en todas las especies sobre la longitud del tabique apical y la longitud del exoesqueleto, aunque si hay cierta relación, al igual que ocurre en la distancia entre dos tabiques apicales consecutivos. Así, sólo aparece el tabique apical en *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867) si los exoesqueletos tienen como mínimo 50 milímetros de longitud, y la longitud del tabique apical en la especie *M. consobrina* (Barrande, 1867) es más de 10 milímetros. Por otra parte, la distancia entre dos tabiques apicales en *Conularia quichua* Ulrich in Steinmann & Döderlein, 1890 varía entre 7,5 y 28,5 milímetros entre uno y otro.

Respecto a la terminología utilizada en otros idiomas, se ha utilizado, en su traducción, el término de *diafragma* y *septum*. En el primer caso podría tener connotaciones de homología con estructuras de otros animales; y en el segundo puede confundirse con la estructura interna de la línea media, por lo que es mejor no utilizarlos. En la literatura española fue

denominado por Meléndez (1950) sencillamente *tabique*, término que se puede completar, describiendo, con “*apical*”.

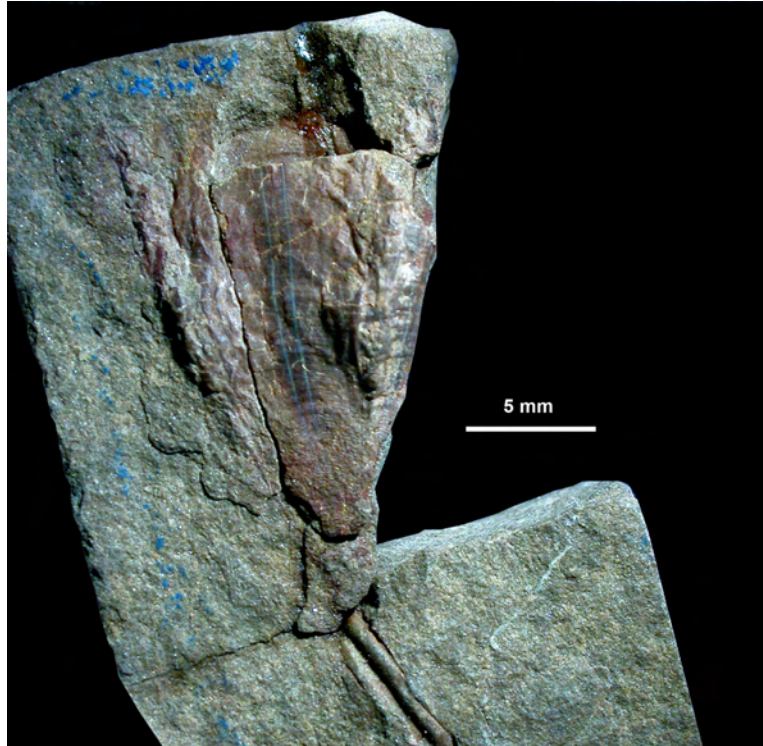


Figura 9. Espécimen con supuesto tallo (segmento torácico de trilobites) de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884), del Gorstiense de Inglaterra (G 12243 del NHM)

j. *Tallo:*

Es la estructura tubular que conecta el exoesqueleto con el substrato (figuras 2 y 9), de composición fosfática o puede que quitinofosfática (Babcock & Feldmann, 1986a). La parte más aguda del ápice debió de estar cubierta por el tallo que utilizarían la mayoría de los conuláridos, si no todos, para fijarse al substrato en vida del organismo. Con el desarrollo del individuo habría un momento en el que éste se desprendería del tallo con lo que se separaban del substrato (Babcock & Feldmann, 1984), o debido a condiciones hidrodinámicas de alta energía perdiera el tallo y el ápice (Van Iten, 1991a; Leme *et al.*, 2003b).

Varía mucho el número de especies en que se han podido observar tallos, así como la proporción en la que aparecen en las mismas. En el caso de *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883), del Borden Group de Indiana, aparece en bastantes especímenes, al igual que en otras especies de la Borden Formation de Kentucky y la Etherington Formation de la

Columbia Británica, todos de edad Mississipiense (Babcock & Feldmann, 1986a). Seguramente, el hecho de que apenas se conserve, se deba a la composición de este tallo y a las condiciones tafonómicas.

Babcock *et al.* (1987c) miden dos tallos de conuláridos del Devónico de Bolivia con un ancho de 0,8 a 1,3 milímetros. En la colección del NHM hay un espécimen de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) (G 12243) con un supuesto tallo (segmento torácico de trilobites), cuya longitud supera los 20 milímetros y ancho de 1,5 milímetros, con un exoesqueleto de unos 16 milímetros de longitud (figura 9).

Hasta ahora los únicos autores, excepto los citados más arriba, que han descrito esta estructura en los conuláridos son Meléndez (1950), Babcock & Feldmann (1986a) y Babcock (1991b, 1996). Meléndez (1950) la describe en los ejemplares jóvenes como una estructura con forma de espina, “mediante la cual es probable que se fijasen a objetos flotantes o sumergidos en el mar”.

k. Terminación abertural:

Es la prolongación de cada cara en la zona abertural que puede, con las otras tres terminaciones restantes, cerrar parcial o totalmente, el exoesqueleto. Este cierre se daría gracias al encurvamiento de estas terminaciones (figura 2, lámina 20: figura 1 y lámina 21: figura 1). El conjunto de las terminaciones aberturales son equilaterales, con sus vértices dispuestos en la vertical coincidente con la línea media de la cara, y portando elementos ornamentales de las caras como las costillas transversales. La forma de esta terminación depende del tipo de cierre, puede ser triangular o semicircular. Estas cuatro terminaciones aberturales estarían unidas por una membrana continua en vida del organismo (Kowalski, 1935; Meléndez, 1950).

La relación de la longitud de la cara/exoesqueleto y el de la terminación abertural es muy variable, pero parece haber una tendencia a terminaciones aberturales de mayores proporciones en las especies de *Metaconularia* Foerste, 1928. En los ejemplares del NHM tienen una longitud que oscila entre 14 % (*Paraconularia tenuis* (Slater, 1907)) y 41-44 % (*Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) y *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832)) de la longitud del exoesqueleto.

El desarrollo de la terminación abertural se debería a la elasticidad del exoesqueleto (Bouček & Ulrich, 1929), por su composición quitinofosfática y estructura laminar, de acuerdo con los estudios de conuláridos del Devónico Inferior de Alemania (Richter & Richter, 1930). Así, durante el crecimiento, el exoesqueleto iba desarrollándose gracias a la unión de nuevas porciones que se sumaban consecutivamente, una tras otra, en la zona abertural y que con la secreción del exoesqueleto se consolidaban. En el margen abertural de cada terminación se daría la flexión suficiente para regular el plegamiento de la misma, por lo que debió variar la posición del margen constantemente con el crecimiento del exoesqueleto (Kiderlen, 1937). Una observación a tener en cuenta es que la prolongación de la línea media en la terminación abertural nunca está tan marcada como en la cara (Kiderlen, 1937).

Meléndez (1950) identificó a la terminación abertural con el término de *lámina oral*, término menos descriptivo del propuesto.

En el interior del exoesqueleto se distinguen:

- | | |
|--------------------|---------------------------|
| a. Carena | c. Crestas septales pares |
| b. Cavidad interna | d. Septo |

a. *Carena*:

Es la invaginación del exoesqueleto a lo largo de cada arista, cuando ésta está engrosada internamente. Probablemente ayude a reforzar la estructura del exoesqueleto, con lo que coincide con la definición de Babcock & Feldmann (1986c) como la invaginación localizada en cada arista del exoesqueleto.

Dependiendo de si hay o no surco angular en la arista, la carena vista en sección transversal puede ser cóncavo-convexa o plano-convexa, con la convexidad en la parte más interna del exoesqueleto. La carena suele crecer de forma uniforme desde el ápice hasta la región abertural con estructura laminar, al igual que el exoesqueleto (Barrande, 1867; Slater, 1907; Bouček & Ulrich, 1929; Kozłowski, 1968; Bischoff, 1978; Moore & Harington, 1956b; Van Iten, 1992a, b y Jerre, 1994a), por la aparición de sucesivas capas en la superficie interna del exoesqueleto (Bischoff, 1978). Los bordes laterales de la carena son una zona de debilidad por donde se rompe y suele desprenderse del resto del exoesqueleto (Bischoff, 1978). En el caso de encontrarnos una carena suelta no se puede distinguir de la cresta septal debido a que tienen la misma sección transversal.

b. *Cavidad interna*:

Como el término indica es la parte interior del exoesqueleto. Dentro de esta cavidad se pueden distinguir restos de partes blandas que Babcock (1991b) relacionó con el tracto alimenticio recto y formas globulares que observó normalmente de dos en dos. Formas que Van Iten (1991b) asimiló con la estructura axial que tienen los escifozoos por estrobilización y formas semitriangulares análogas a las gónadas. A la primera estructura denominaremos *elemento axial* y a las otras *masas globulares*.

Babcock & Feldmann (1986a) pudieron observar a rayos X, en un espécimen de *Paraconularia subulata* (Hall, 1858) conservado en una concreción fosfática del Nancy Member en el estado de Missouri, un tubo alargado interno, el posible "*tracto alimenticio*" del que derivaría un *cuerpo globular* de contorno ovoide. Esta estructura tubular recorre el exoesqueleto

internamente en toda su longitud, y antes de llegar a la abertura sufre una flexión de casi 90°. En el caso de existir un solo *cuerpo globular*, se asocia al elemento axial, situándose después de la flexión y antes de la abertura. Y si existen dos *cuerpos globulares*, el segundo se situaría opuesto al anterior, en las proximidades a la abertura pero sin conexión alguna al elemento axial, ni a ninguna otra estructura (Babcock, 1991b) (figura 10). Estos cuerpos globulares serían análogos a los de ciertos escifozoos (Van Iten, 1991b).

Por su parte, Van Iten (1991b) reconoce una estructura axial y tres regiones semitriangulares en la cavidad interna del holotipo de *Eoconularia amoena* Sinclair, 1944 micritizado, del Trenton Group de Québec. La estructura axial se sitúa en el centro de la cavidad, es circular y tiene un diámetro de 0,25 milímetros. Las otras tres zonas con forma semitriangular, definidas por micrita de tamaño más grueso, están situadas en tres de los cuatro cuadrantes definidos por las líneas medias de las caras del exoesqueleto, y muestran un tejido centrípeto.

Babcock & Feldmann (1986a, c) equiparan estas formas, tubular y globulares, con restos de sistemas internos, masas contraídas de tejidos internos, que se han podido conservar gracias a materia orgánica digerida parcialmente y/o sedimento depositado en el elemento axial una vez que murió el ser vivo. Suponen la posibilidad de que el posible "*tracto alimenticio*" tuviera la función de filtrar el alimento, además de considerar un tejido que segregase el exoesqueleto y que rodease las partes blandas (Babcock, 1990; Babcock, 1991b), el "*manto*".

La interpretación de las partes blandas de la cavidad interna (figura 10) está influenciada por las distintas hipótesis de afinidad que tienen los conuláridos, pero lo que sí que es cierto es que hay una estructura longitudinal que recorre el interior del exoesqueleto en su parte central y masas globulares, que dependiendo del estado conservación del espécimen aparecerán en mayor o menor número, de una hasta tres unidades. Probablemente, la masa globular que Babcock & Feldmann (1986a) relacionaron en conexión con el *elemento axial* no tuviera ningún punto en común, y fuese debido a efectos tafonómicos (Walcott, 1898). Estas masas globulares se podrían corresponder inequívocamente, en caso de encontrar la cuarta, con las gónadas de los escifozoos.

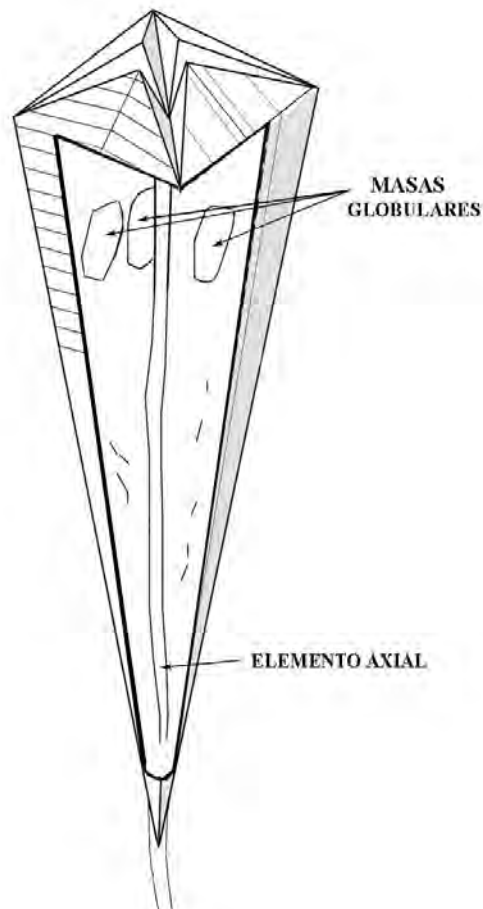


Figura 10. Cavidad interna del conulárido, con elemento axial y tres masas globulares

c. Crestas septales pares:

Son las estructuras internas que se corresponden con las líneas secundarias. Consisten en dos penachos dispuestos paralelamente y que limitan un surco estrecho y profundo. A su vez, cada cresta está formada por una serie de protuberancias que tienen una orientación interna y ligeramente hacia la zona apical del exoesqueleto, aumentando en anchura y altura hacia la abertura. El surco longitudinal entre dos crestas septales puede ser interpretado como el emplazamiento del músculo septal longitudinal (Bischoff, 1978). La existencia de este tipo de crestas es una de las características de *Metaconularia* Foerste, 1928.

d. *Septo*:

Es la estructura interna que se suele corresponder con una invaginación del exoesqueleto a la altura de la línea media de las caras (figuras 2 y 11). Así los cuatro septos del exoesqueleto serían homólogos con los interradios de los escifozoos (Van Iten, 1991b).

Los septos crecen en el sentido de la abertura, y sirven de apoyo para los mesenterios y la inserción de los músculos longitudinales o también denominados septales. Cuando se detenía el crecimiento del exoesqueleto aparecían nuevas porciones septales como consecuencia de la estrobilización, por medio de la cual se reproducían estos organismos (Bischoff, 1978). La estructura laminar de los septos está integrada con la del exoesqueleto reforzándolo y dando un crecimiento firme del mismo (Bischoff, 1978; Babcock *et al.*, 1987b). El primer autor que lo describió fue Wiman (1895) y lo hizo sobre *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895).

Algunos autores han denominado a los septos, aludiendo a su forma, como estructuras en “Y” o “T” (Wiman, 1895; Kiderlen, 1937; Van Iten, 1991b). Son formas en cresta simple de poco relieve, que aparecen al menos en siete géneros (*Archaeoconularia* Bouček, 1939; *Climacoconus* Sinclair, 1942; *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; *Conularina* Sinclair, 1942; *Ctenoconularia* Sinclair, 1952; *Metaconularia* Foerste, 1928; *Paraconularia* Sinclair, 1940), o septos bifurcados con relieve acusado como es el caso de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895).

Bischoff (1978) describió ocho tipos de septos en el orden Conulariida, entre los que incluyó las carenas –que son los “septos” en las aristas–. Si de estos tipos excluimos las carenas y septos de los Circonulariina y las crestas septales pares que se desarrollan en la parte interna de las líneas secundarias, restan dos tipos: cresta septal y septo bifurcado distalmente.

d.1- *Cresta septal*: este tipo suele ser característica diagnóstica en taxones como *Ctenoconularia* Sinclair, 1952 (Bischoff, 1978). Dependiendo de si la línea media se refleja por un surco o una cresta, la sección transversal de la cresta septal es cóncavo-convexa, plano-convexa o biconvexa, con la convexidad siempre interna (figura 11A).

La superficie interna de la cresta septal es lisa y el modo de crecimiento de la misma es equiparable al de las carenas en las aristas. Aumentan en su ancho y altura, de ligera a moderadamente y de forma uniforme, desde el ápice hasta la región abertural en ejemplares sin irregularidades en el crecimiento del exoesqueleto (Bischoff, 1978). Puede que fuesen el punto de apoyo de los músculos longitudinales y de los mesenterios además de servir de refuerzo del exoesqueleto (Bischoff, 1978).

d.2- *Septo bifurcado distalmente*: estructura descrita en *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895). Se bifurca distalmente hacia el eje central del exoesqueleto (Van Iten, 1991b). Hasta ahora es la única especie entre los Conulariidae con este tipo de septo y al que Moore & Harrington (1956b) y Jerre (1994a) denominaron “*septo bifurcado*”, y Van Iten (1991b) como “*carena bifida*”. Este septo se refleja en la superficie externa del exoesqueleto con una línea media en relieve (Kozlowski, 1968; Jerre, 1994a) (figura 11B).

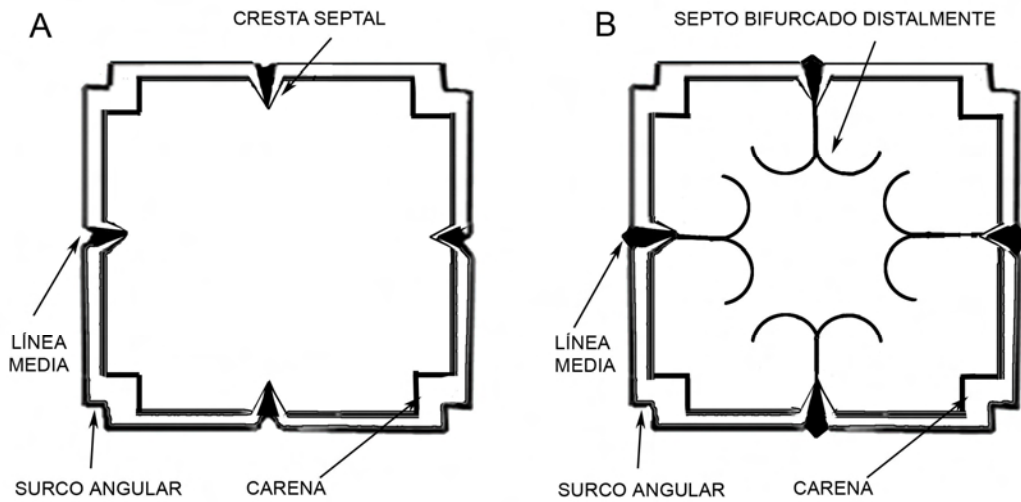


Figura 11. Tipos de septo: cresta septal (A) y septo bifurcado distalmente (B)

Los septos parecen ser más complejos en formas del Ordovícico Medio-Superior al Ludlow-Prídoli (Silúrico) y se empiezan a simplificar posteriormente, dándose las más simples en el Cisuraliense (Pérmico), como es el caso de *Paraconularia arctica* Babcock, 1988. Esta simplificación de los septos en el tiempo, es explicado por Jerre (1994a) por la continua pérdida de atributos de los septos precursores hasta el Ludlow que es cuando aparecen los septos menos complejos.

En otros idiomas se ha denominado también con otros términos con diferente connotación que trataremos más adelante.

5.1.2- Discusión de algunos elementos morfológicos

Discusión referente a la “base de fijación”:

Como se ha comentado en el apartado dedicado al tallo, los conuláridos se conectaron al substrato mediante dicha estructura, si no siempre, al menos durante algún momento de su vida. Estos organismos se fijarían al fondo marino, o a otro organismo como el espécimen de *Paraconularia* sp. del Cisuraliense (Pérmico) de la Cuenca Tepuel-Genoa de Argentina unido a

un crinoideo (Sabattini & Hlebszevitsch, 2005). Otros estudios que nos corroboran un modo de vida sésil son los de Finks (1955), Babcock & Feldmann (1986a), Babcock *et al.* (1987b), Van Iten *et al.* (1996), Hughes *et al.* (2000), Simões *et al.* (2000) y Rodrigues *et al.* (2003b) entre otros, en los que se asocian los conuláridos a poríferos, algas o restos de plantas que podrían haber estado fijos al fondo marino, hyolitidos, *Sphenothallus* Hall, 1847, o son grupos de individuos con sus ápices apuntando a un mismo punto (Slater, 1907) denotando la existencia de una estructura de fijación.

Sin embargo, podemos encontrar en la literatura otro término refiriéndose a la fijación que utilizarían los conuláridos: “*disco basal*” o “*base de fijación*”, órgano que conectaría el organismo con el substrato (Moore & Harrington, 1956a). Yue & Bengtson (1999) y Hughes *et al.* (2000) consideran que esta base (“*holdfast attachment*”) es una de las características que definen a los conuláridos, pero hay que tener en cuenta que los ejemplares donde se encontraron dichos órganos son actualmente excluidos del grupo.

La *base de fijación*, de medio milímetro hasta cinco milímetros de diámetro, se ha descrito como una estructura redondeada, pequeña, de color negro y naturaleza quitinosa o quitinofosfática por la que los conuláridos se fijaban al substrato o a otros cuerpos en uno de sus extremos, mientras que por el otro se fijaba al exoesqueleto del conulárido. En un principio fue descrito por Ruedemann (1898) como base de fijación en especímenes de organismos juveniles de *Glyptoconularia gracilis* (Hall, 1847).

La estructura se compone de dos copas, de las cuales la más grande incluye la más pequeña. Dichas copas (“*Basalrings*”) estaban en contacto por uno de sus márgenes a través de una epidermis delgada en los seres vivos, de modo que la copa pequeña tenía conexión con el exterior. La fijación, en palabras de Ruedemann (1898), se producía por la presión que ejercía el organismo con su disco de fijación hacia el substrato, aumentando el diámetro de las copas en contacto con el mismo, simultáneamente que se produce una reducción del volumen de las copas. La presión disminuiría por la tendencia de las copas hacia la forma primitiva gracias a la elasticidad de las paredes quitinosas de las mismas, con lo cual volvería a aumentar el volumen de ellas, con una succión sobre el substrato.

Pero del casi centenar de ejemplares que identifica Ruedemann (1896a, 1896b, 1897) como *Glyptoconularia gracilis* (Hall, 1847) de Utica Shale, Ordovícico Medio final, de Nueva York, con terminaciones aberturales y/o base de fijación, en su mayoría no son conuláridos, sobre todo un espécimen joven de “*Conularia gracilis* Hall, 1847” en el cual esta estructura fue descrita. Dicho ejemplar pertenece a *Tubeloides* Howell, 1949 (Howell, 1949; Sinclair, 1952). Por su parte, Moore & Harrington (1956b) incluyeron *Glyptoconularia* Sinclair, 1952 como sinónimo de otro cnidario no conulárido, *Sphenothallus* Hall, 1847 (Mason & Yochelson, 1985; Feldmann *et al.*, 1986; Van Iten, 1994). La única excepción dentro de los ejemplares descritos por Ruedemann (1896a, 1896b, 1897) como verdadero conulárido es un espécimen de la especie *Glyptoconularia gracilis* (Hall, 1847), de 60 milímetros de longitud. El resto de los ejemplares pertenecen a *Sphenothallus* Hall, 1847 o son ejemplares de identificación problemática (Van Iten, 1994).

Con los datos expuestos se puede concluir que, el *disco basal* o *base de fijación* no ha sido observado en ejemplares de conuláridos, ya que el único ejemplar sobre el que se describió no

lo es, ni la mayoría de los ejemplares que se agruparon bajo el mismo taxón. Por lo tanto, esta estructura no se puede tener en cuenta en este grupo, y sí el tallo que se ha podido ver en conuláridos de la Columbia Británica (Canadá) (Babcock & Feldmann, 1986b: figura 32.5).

Discusión referente al *septo*:

En lo que respecta al término *septo*, Bischoff (1978) lo describe igual que se ha hecho más arriba, en su correspondiente apartado, como una estructura interna desarrollada en la línea media de la cara, aunque muchos autores utilizan indistintamente el término "*carena*" tanto para la estructura interna de la línea media como para la de la arista (Babcock, 1991b, 1996; Babcock & Feldmann, 1986c; Babcock *et al*, 1987b; Van Iken, 1991b, 1992a, b). Pero el término *septo* debe de tener prioridad para las estructuras internas de la línea media. Primeramente fue utilizado en su plural, *septa*, por Wiman en 1895; por otra parte, fue descrito por Bischoff en 1978 antes que "*carena*"; en tercer lugar, por su homología con el *septo* de los escifozoos; y por último por ser "*carena*" un término poco descriptivo (Jerre, 1993, 1994a). Así que el término *carena* debería ser utilizado únicamente para las estructuras internas a las aristas (Sendino, 2006).

5.2- Distribución paleogeográfica y estratigráfica general de los conuláridos

La distribución paleogeográfica y estratigráfica está basada en los datos aportados por 2.233 referencias bibliográficas y al catálogo de 39 museos del mundo (entre los que se encuentra el NHM), que representan, hasta la fecha, la mayor recopilación realizada. Basándose en 13.117 ejemplares registrados que se han tratado con ACCESS, se constata que los conuláridos tienen una distribución geográfica mundial y una distribución estratigráfica que abarca desde el Ediacárico hasta posiblemente el Jurásico Inferior. Los primeros registros de estos organismos marinos se encuentran en el Ediacárico, en las Nama Series, de Sudáfrica (Caster, 1957) y en el límite Proterozoico-Cámbrico, del S de China (He, 1984), y continúan hasta el Jurásico Inferior de Avéyron (Francia) (Argéliez, 1856) y de Norteamérica (Dana, 1863; Kayser, 1924; Zittel, 1927).

Para la descripción de la distribución paleogeográfica y estratigráfica empezaremos el estudio acorde al cuadro sistemático (tabla 12) de los Conulariidae Walcott, 1886, que está comprendido en el suborden Conulariina Miller & Gurley, 1896. Estudiaremos la distribución paleogeográfica de acuerdo con la estratigráfica, en el contexto de la historia de la Tierra.

Al final se mostrará una tabla con la distribución estratigráfica de las seis familias del suborden, con la que se pretende mostrar la importancia de los conuláridos, a modo comparativo.

Los géneros más representados paleogeográfica como estratigráficamente son *Paraconularia* Sinclair, 1940 y *Conularia* Miller in Sowerby, 1821. Es de destacar la gran proliferación de géneros asiáticos que no se ven en otros continentes (tabla 2). Muchos de estos taxones puede que sean casos de sinonimia, como algunos que ya se han comprobado (*Conularia* Miller in Sowerby, 1821 = *Yangoconularia* Xu & Li, 1985) (Babcock *et al.* 1990) y que lógicamente no figuran en el cuadro sistemático (tabla 12). Factores que han influido en la creación de las sinonimias son la falta de material para comparación, dificultad a la hora de acceder a referencias bibliográficas occidentales y dificultad en la comprensión y transcripción de las lenguas occidentales. Es decir, las mismas dificultades que los occidentales encontramos a la hora de acceder a la bibliografía asiática, fundamentalmente de la República Popular China y Japón. A parte, algunos de estos taxones se han creado con un tamaño de muestra pequeño y en mal estado de conservación (Xu & Li, 1979a; Parfrey, 1982; Zhu, 1985; Conway Morris & Chen, 1992).

Respecto al resto de los taxones, encontramos que se han estudiado en los paleocontinentes de Avalonia, Báltica, Gondwana y Laurencia, pero que en Siberia y Kazajstán, sería deseable un mayor estudio, con el hallazgo de nuevos ejemplares y así poder correlacionar con el resto de los paleocontinentes. Esto se debe a que el estudio de conuláridos en Siberia y Kazajstán ha sido reciente, con los estudios de Zhuravleva, 1970 (*vide* Durham, 1978) y Vorozhbitov & Alekseev (1992).

Llama la atención que el paleocontinente de Gondwana, aunque el mayor en cuanto a su extensión, no lo es tanto en diversidad, con tan solo 18 de los 44 géneros, siendo los más representados *Conularia* Miller in Sowerby, 1821 y *Metaconularia* Foerste, 1928, sobre todo

en África (tabla 3). A diferencia, Báltica, Avalonia y Laurencia, que tienen una menor extensión paleogeográfica, poseen de 12 a 14 géneros, siguiendo de cerca a Gondwana.

TAXÓN	AVALONIA	BÁLTICA	S CHINA	KAZAJSTÁN	GONDWANA	LAURENCIA	SIBERIA
<i>Archaeoconularia</i>	■				■	■	
<i>Baccaconularia</i>					■	■	
<i>Beijingoconularia</i>			■				
<i>Calloconularia</i>					■	■	
<i>Cathayconularia</i>			■				
<i>Changshaconus</i>							
<i>Climacoconus</i>	■	■	■			■	
<i>Conularia</i>	■	■	■		■	■	
<i>Conularina</i>	■	■			■	■	
<i>Conulariopsiella</i>			■				
<i>Conularta</i>					■		
<i>Ctenoconularia</i>	■	■				■	
<i>Eoconularia</i>	■	■			■	■	
<i>Flectoconularia</i>							
<i>Glyptoconularia</i>	■	■			■	■	
<i>Gondaconularia</i>					■		
<i>Hexaconularia</i>			■				
<i>Holoconularia</i>		■			■		
<i>Jiangsuconularia</i>			■				
<i>Jilinoconularia</i>			■				
<i>Laeviceonularia</i>		■					
<i>Lagenaconularia</i>			■				
<i>Leioconularia</i>			■				
<i>Mesoconularia</i>	■	■			■	■	
<i>Metaconularia</i>	■	■			■	■	
<i>Nanjingoconularia</i>			■				
<i>Notoconularia</i>	■				■		
<i>Palaenigma</i>		■					
<i>Palaeoconularia</i>							■
<i>Paleosulcachites</i>							
<i>Paraconularia</i>	■	■	■	■	■	■	
<i>Pseudoconularia</i>		■			■	■	
<i>Pustuloconularia</i>			■				
<i>Reticulaconularia</i>	■				■	■	
<i>Shixiconularia</i>			■				
<i>Sinoconularia</i>			■				
<i>Sinusconularia</i>		■					
<i>Striatoconularia</i>			■				
<i>Tasmanoconularia</i>					■		
<i>Teresconularia</i>					■		
<i>Vendoconularia</i>		■					
<i>Wufengoconularia</i>			■				
<i>Xizangoconularia</i>							
<i>Yinoconularia</i>			■				

Tabla 2. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 por paleocontinentes. (■ = presencia; □ = ausencia)

TAXÓN	ÁFRICA	ANATOLIA	ANTÁRTIDA	ARABIA	ARMÓRICA	AUSTRALIA	C. BOHEMIA	HUNSRÜCK	IBÉRICA	INDIA	SUDAMÉRICA	TURINGIA
<i>Archaeoconularia</i>												
<i>Baccaconularia</i>												
<i>Beijingoconularia</i>												
<i>Calboconularia</i>												
<i>Cathayconularia</i>												
<i>Changshaconus</i>												
<i>Climacoconus</i>												
<i>Conularia</i>												
<i>Conularina</i>												
<i>Conulariopsiella</i>												
<i>Conularia</i>												
<i>Ctenoconularia</i>												
<i>Eoconularia</i>												
<i>Flectoconularia</i>												
<i>Glyptoconularia</i>												
<i>Gondaconularia</i>												
<i>Hexaconularia</i>												
<i>Holococonularia</i>												
<i>Jiangsuconularia</i>												
<i>Jilinococonularia</i>												
<i>Lagenoconularia</i>												
<i>Laevicoconularia</i>												
<i>Leioconularia</i>												
<i>Mesococonularia</i>												
<i>Metaconularia</i>												
<i>Nonjingoconularia</i>												
<i>Notococonularia</i>												
<i>Palaeonigma</i>												
<i>Palaeoconularia</i>												
<i>Paleosulcacchites</i>												
<i>Paraconularia</i>												
<i>Pseudoconularia</i>												
<i>Pustuloconularia</i>												
<i>Reticuloconularia</i>												
<i>Shixicoconularia</i>												
<i>Sinoconularia</i>												
<i>Sinusconularia</i>												
<i>Sriatococonularia</i>												
<i>Tasmanacoconularia</i>												
<i>Teresconularia</i>												
<i>Vendoconularia</i>												
<i>Wufengococonularia</i>												
<i>Xizangoconularia</i>												
<i>Yinococonularia</i>												

Tabla 3. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 en las distintas regiones de Gondwana. (■ = presencia; □ = ausencia)

Debido a esta diversidad y durabilidad en el tiempo, se mostrará su distribución paleogeográfica en mapas paleogeográficos desde el Ediacárico al Jurásico Inferior (figuras 12-20), basada en las reconstrucciones de Scotese (2001) y del Prof. Ron Blakey (Northern Arizona Univ., <http://jan.ucc.nau.edu/>). Se registrarán 37 de los 44 géneros de los que consta la familia. Se ha omitido la representación de algunos taxones debido a que aparecen en China, pero no se sabe si son del N o el S, ni el período en el que aparecen, y la bibliografía dónde se cita la localidad y período nos ha resultado ilegible (ideogramas chinos).

En la leyenda de las figuras, cada género se corresponde con un número que está acorde con la aparición en el registro estratigráfico, y en caso de que aparezcan varios a la vez, se guarda un orden alfabético.

En el Ediacárico hay tres géneros: *Conularia* Miller in Sowerby, 1821, *Vendoconularia* Ivantson & Fedonkin, 2002 y *Lagenaconularia* He, 1984 (figura 12). Ya desde este período aparece el taxón más longevo que desaparecerá con la familia: *Conularia* Miller in Sowerby, 1821.

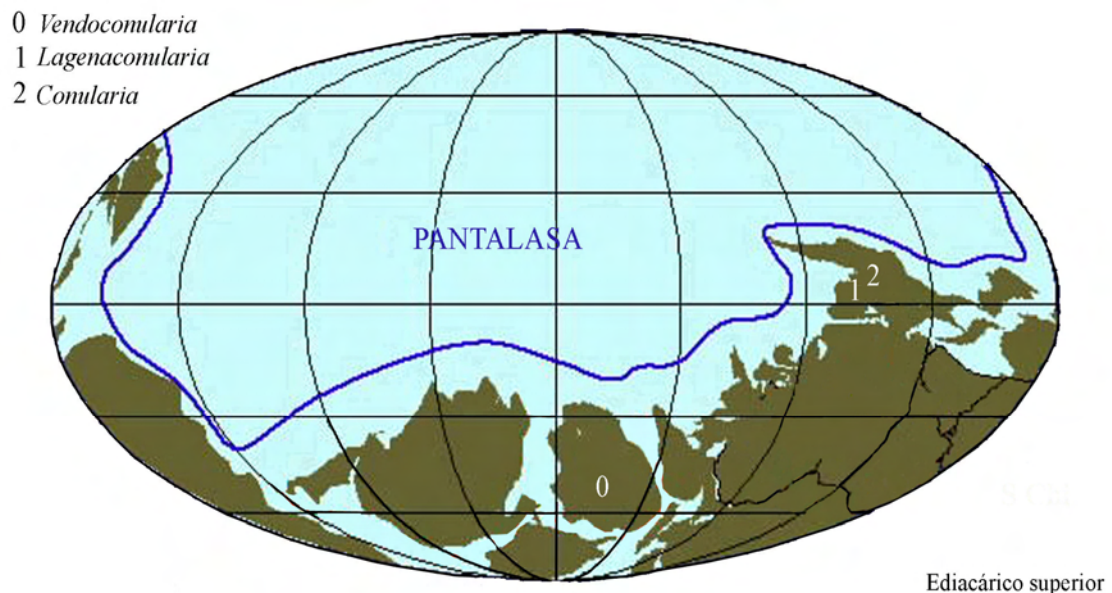


Figura 12. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Ediacárico superior

En la explosión cámbrica aparecen siete géneros nuevos: *Baccaconularia* Hughes *et al.*, 2000; *Hexaconularia* He & Yang, 1986; *Leioconularia* Xu & Li, 1985; *Palaeoconularia* Tchudinova, 1964; *Paleosulcachites* Qian, 1977; *Striatoconularia* Xu & Li, 1985 y *Xizangoconularia* Xu & Li, 1985. Empieza a aumentar la diversidad (figura 13). Por otra parte, desaparece *Lagenaconularia* He, 1984 y *Vendoconularia* Ivantson & Fedonkin, 2002.

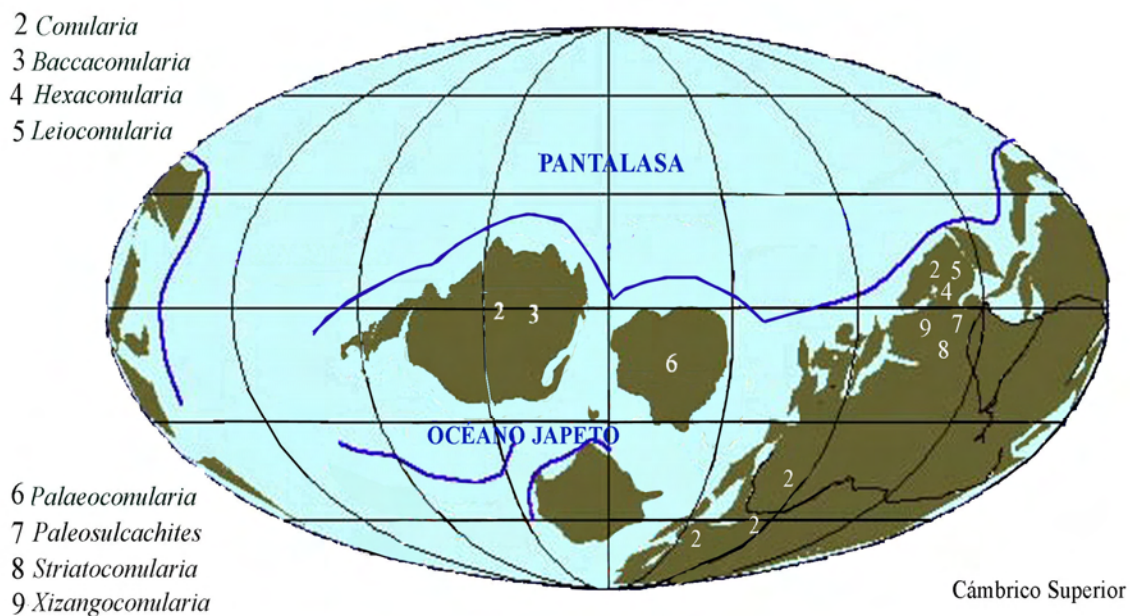


Figura 13. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Cámbrico Superior

En el Ordovícico, uno de los períodos más diversos junto con el Devónico, surgen doce géneros: *Eoconularia* Sinclair, 1943; *Metaconularia* Foerste, 1928; *Pseudoconularia* Bouček, 1939; *Glyptoconularia* Sinclair, 1952; *Archaeoconularia* Bouček, 1939; *Climacoconus* Sinclair, 1942; *Conularina* Sinclair, 1942; *Ctenoconularia* Sinclair, 1952; *Palaenigma* Walcott, 1886; *Paraconularia* Sinclair, 1940; *Tasmanoconularia* Parfrey, 1982 y *Teresconularia* Leme et al., 2003 (figura 14). Asimismo, desaparecen los siete géneros que surgieron en el Cámbrico. En el cómputo final se destaca el incremento en la diversidad taxonómica y en la abundancia, extendiéndose geográficamente.

En el mapa paleogeográfico se observa que los géneros *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; *Eoconularia* Sinclair, 1943; *Metaconularia* Foerste, 1928; y *Pseudoconularia* Bouček, 1939, aparecen en la mayoría de los paleocontinentes (Báltica, Avalonia, Gondwana y Laurencia). Por otra parte, *Glyptoconularia* Sinclair, 1952; *Archaeoconularia* Bouček, 1939; y *Conularina* Sinclair, 1942 aparecen en Gondwana, Avalonia y Laurencia, pero faltan en Báltica. Seguramente estén por descubrirse estos hallazgos.

Fijémonos en *Climacoconus* Sinclair, 1942 y *Ctenoconularia* Sinclair, 1952 que están en Báltica y Laurencia, pero no en Avalonia, ni Gondwana. El primero de ellos sólo volverá a aparecer en Báltica en el Devónico y el segundo desaparecerá de Laurencia y se extenderá a Avalonia en el Silúrico.

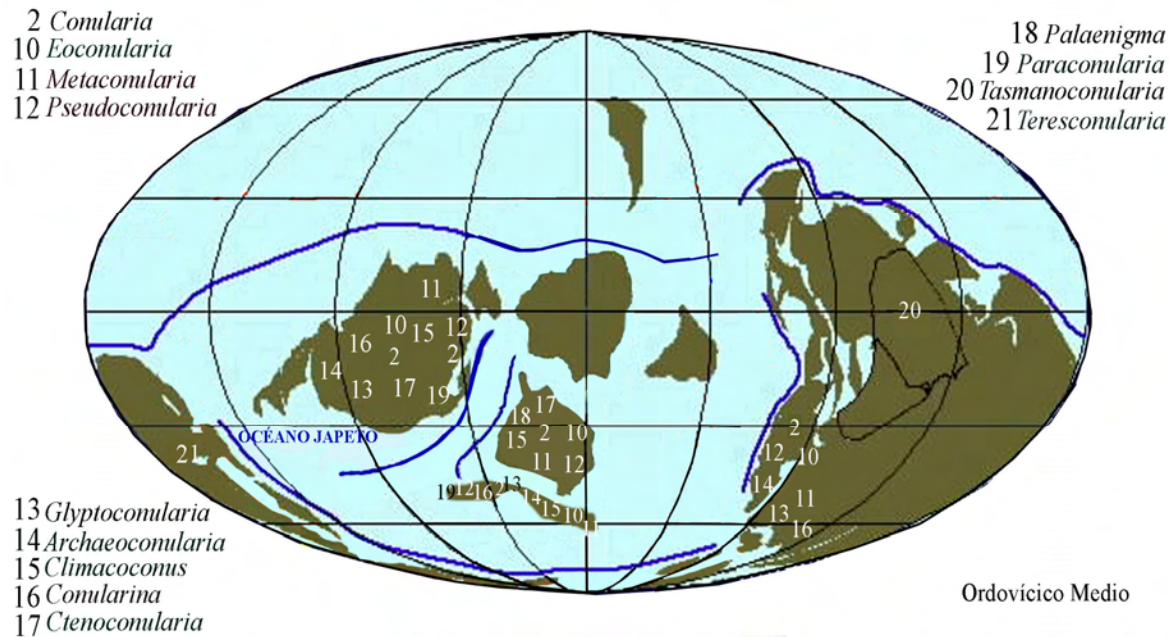


Figura 14. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Ordovícico Medio

En el Silúrico aparece *Mesoconularia* Bouček, 1939 y desaparecen *Glyptoconularia* Sinclair, 1952; *Climacoconus* Sinclair, 1942; *Palaenigma* Walcott, 1886; *Tasmanoconularia* Parfrey, 1982 y *Teresconularia* Leme et al., 2003 (figura 15). Este período comienza con una decadencia en cuanto a la diversidad taxonómica heredada del período anterior, pero, vuelve casi a restablecerse según se avanza en el tiempo hasta el Devónico. Respecto a la frecuencia, hay un drástico aumento, con más del triple de ejemplares, destacando el paleocontinente de Báltica con 6.358 especímenes de los 7.420 que hay registrados, siendo el período más abundante en la historia de la Tierra en cuanto a conuláridos.

Se observa que *Conularia* Miller in Sowerby, 1821, *Metaconularia* Foerste, 1928 y *Paraconularia* Sinclair, 1940 se mantienen en el Silúrico en los mismos continentes en los que aparecieron en el Ordovícico. *Eoconularia* Sinclair, 1943 ha desaparecido en el Silúrico de Gondwana, Laurentia y Avalonia, y tan sólo aparece en Báltica, reduciéndose su extensión paleogeográfica. *Pseudoconularia* Bouček, 1939 ha desaparecido de Avalonia, y aparece en Gondwana, Báltica y Laurentia; y *Archaeoconularia* Bouček, 1939 también desaparece de Avalonia y aparece en Gondwana y Laurentia. Curiosamente, *Conularina* Sinclair, 1942 desaparece de los paleocontinentes donde aparecía: Gondwana, Avalonia y Laurentia, y, sin

embargo, surge donde no existía en el Ordovícico: Báltica. Puede que falte el hallazgo de este taxón en el Ordovícico. Finalmente, *Laeviconularia* Jerre, 1994 y *Mesoconularia* Bouček, 1939 aparecen por primera vez en Báltica y Gondwana respectivamente.

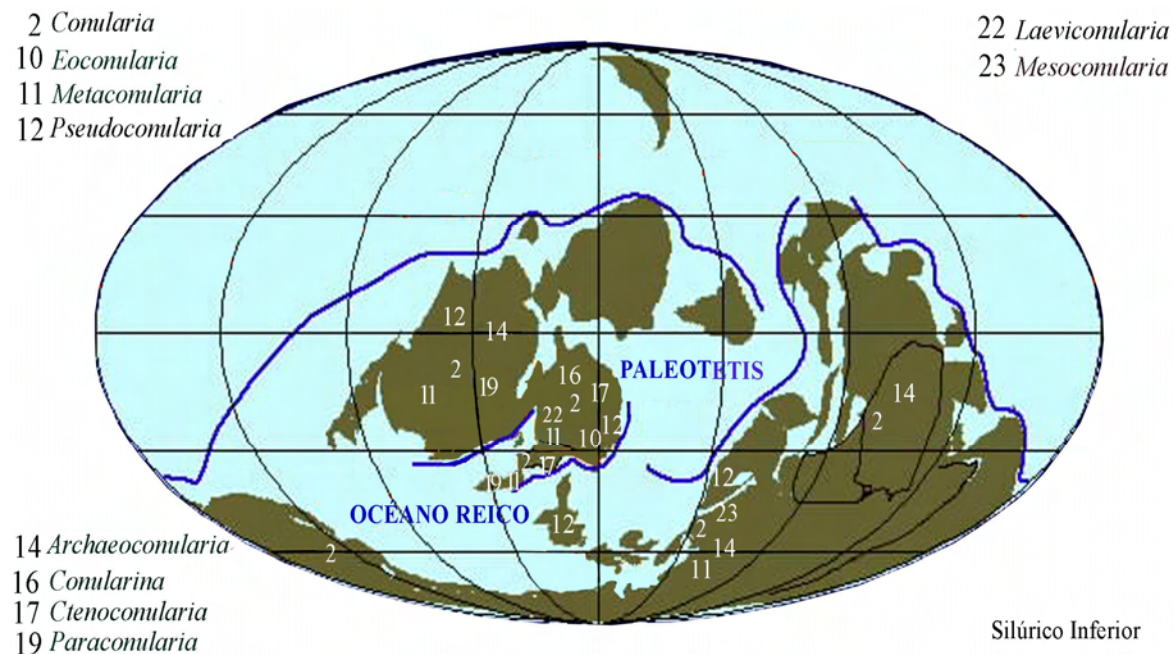


Figura 15. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Silúrico Inferior

Tanto en el caso de los géneros que desaparecen completamente, como los que desaparecen de algunos paleocontinentes, pueden haber sido influenciados, al menos en cuatro de ellos, por la glaciación ordovícica del Hirnantense (de 439,5 a 439 millones de años) al encontrarse situados bajo el casquete glaciar que alcanzó latitudes templadas, hasta los 40°S (Beuf *et al.*, 1971; Caputo & Crowell, 1985; Frakes *et al.*, 1992). En el caso de *Conularina* Sinclair, 1942, que desaparece de los paleocontinentes donde aparecía y surge por primera vez en Báltica, puede ser consecuencia del cambio de latitud de este paleocontinente. Este cambio es apenas significativo, de unos grados al N, por lo que se concluye que puede que falte el hallazgo de especímenes de este taxón en Báltica.

Ya en el Devónico (figura 16), aparecen seis nuevos géneros: *Calloconularia* Sinclair, 1952; *Changshaconus* Zhu, 1985; *Holoconularia* Hergarten, 1985; *Pustuloconularia* Zhu, 1985; *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986; y *Sinusconularia* Hertagen, 1994. Asimismo,

desaparecen *Eoconularia* Sinclair, 1943; *Conularina* Sinclair, 1942 y *Ctenoconularia* Sinclair, 1952 que ya habían empezado su declive en el Silúrico. Al principio de este período hay un resurgimiento de la diversidad que había disminuido al final del Ordovícico, equiparándose genéricamente con este período, posteriormente vuelve a disminuir progresivamente hasta el Carbonífero. También la abundancia se reduce consecutivamente, desde el Devónico Inferior al Superior, pasando de 872 a 101 especímenes. Estas disminuciones fueron probablemente provocadas tanto por el afianzamiento de los tiburones (cladodontos), depredadores de conuláridos (Babcock *et al.*, 1987a), como por la extinción del límite Frasnense-Fameniense que hizo desaparecer a más del 30% de los géneros de conuláridos por otra glaciación similar a la del Hirnantense.

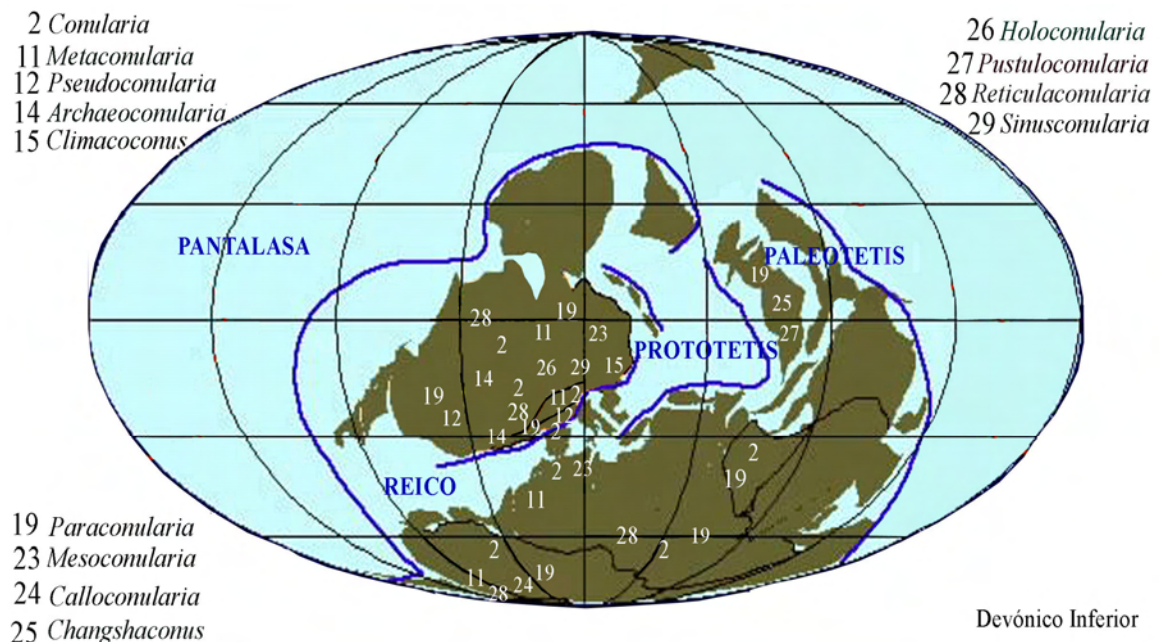


Figura 16. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Devónico Inferior

Conularia Miller in Sowerby, 1821 sigue extendiéndose durante el Devónico por todos los paleocontinentes: Báltica, Avalonia y Laurencia que forman el continente *Old Red Sandstone*; S de China y Gondwana (en diferentes regiones: África, Armórica, Bohemia, Hunsrück, Sudamérica, Turingia). La aparición en el S de China seguramente se debe a su descubrimiento y no al surgir del taxón en este período. *Mesoconularia* Bouček, 1939 sigue en Gondwana al igual que en el período anterior.

Metaconularia Foerste, 1928 se restringe a Gondwana (África, Bohemia, Hunsrück y Sudamérica) y Báltica, desapareciendo de los terrenos que formaban Avalonia y Laurencia.

Pseudoconularia Bouček, 1939 se sigue extinguiendo, como en períodos anteriores, y se delimita a Gondwana (Armórica) y la antigua Laurencia, con la extinción en Báltica.

Archaeoconularia Bouček, 1939 que ya había manifestado la tendencia de extinción durante el Silúrico aparece en este período, solamente en parte de *Old Red Sandstone*, la antigua Avalonia, región en la que no aparecía en el período precedente. Esta afirmación se debe a dos especímenes determinados como tal, del *Geological Survey of Canada* en Ottawa (Ontario) y del *New York State Museum* (Albany, estado de Nueva York). Probablemente estén mal determinados y este taxón se haya extinguido en el Silúrico.

Climacoconus Sinclair, 1942 aparece en la antigua Báltica después de no encontrarse registro en el Silúrico. Por lo tanto, falta su hallazgo en tal período o la determinación del espécimen que aparece en el Devónico sea incorrecta y no pertenezca a ese género. En este caso es el espécimen tipo determinado por Hergarten (1985: p. 279).

Paraconularia Sinclair, 1940 se extiende al S de China, Gondwana (África, Sudamérica) y la antigua Báltica además de seguir representado en Avalonia y Laurencia, es decir, aparece en todo el paleocontinente *Old Red Sandstone*.

Calloconularia Sinclair, 1952 surge en Gondwana, en Sudamérica. Este registro se considera dudoso al ser un único espécimen de este género en el Devónico y ser un taxón procedente, predominantemente, de Laurencia. Especimen que figura en el *Geologisch-Paläontologisches Institut* de la Universität Münster (Alemania) sin número de colección.

Durante el Carbonífero surgen cuatro géneros más (figura 17): *Beijingoconularia* Xu & Li, 1979; *Jiangsuconularia* Ding & Li, 1984; *Nanjingoconularia* Ding & Li, 1984 y *Notoconularia* Thomas, 1969. Y desaparecen: *Metaconularia* Foerste, 1928; *Pseudoconularia* Bouček, 1939; *Archaeoconularia* Bouček, 1939; *Climacoconus* Sinclair, 1942; *Changshaconus* Zhu, 1985; *Holoconularia* Hergarten, 1985; *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986 y *Sinusconularia* Hertagen, 1994. Aquí la diversidad disminuye al igual que la abundancia, ésta lo hace discretamente (pasando de 537 a 270 ejemplares registrados). También, en este período puede haber influido la extinción de la mitad del Carbonífero, provocada por una caída del nivel del mar que pudo ser por un cambio climático (Raymond *et al.*, 1990). Finalmente, en el Carbonífero Superior, vuelve a aparecer otro período de extinción (Dimichele *et al.*, 2001) que siguió afectando a los conuláridos.

Conularia Miller in Sowerby, 1821 sigue con una gran extensión paleogeográfica en este período, apareciendo por primera vez en Kazakstán. *Paraconularia* Sinclair, 1940 desaparece del S de China y aparece en Siberia. *Mesoconularia* Bouček, 1939 desaparece de la antigua Báltica y aparece en las regiones que ocupaban Avalonia y Laurencia. *Calloconularia* Sinclair, 1952 aparece en los terrenos de Laurencia donde hay registradas al menos dos especies. Y *Pustuloconularia* Zhu, 1985 continúa en la misma región.

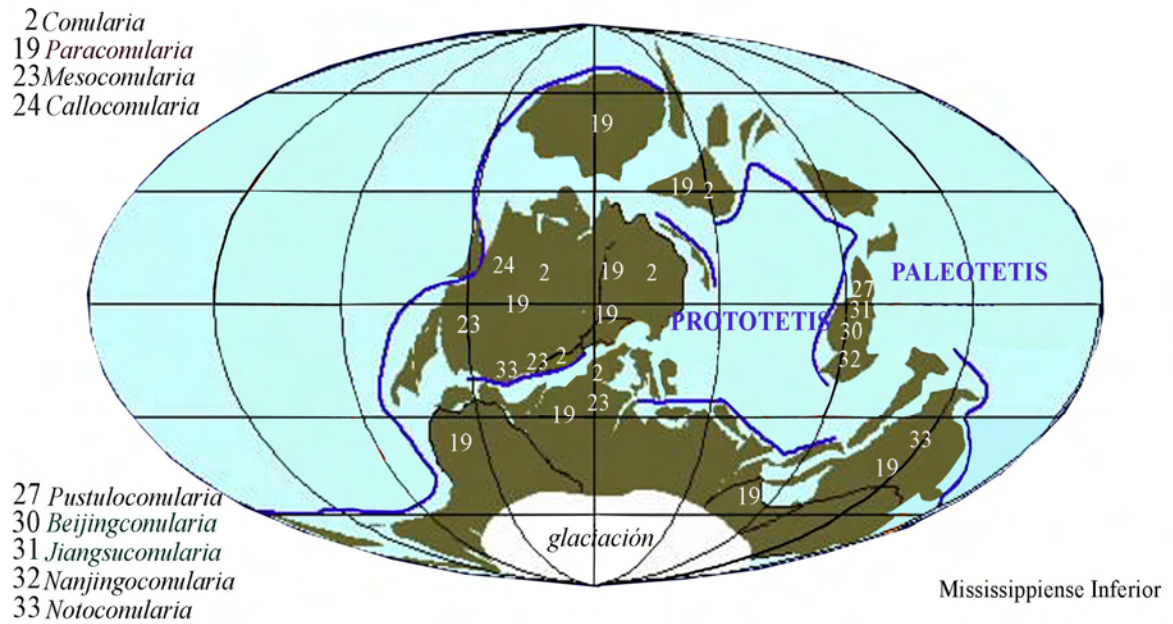


Figura 17. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Mississipiense Inferior

Al final del Paleozoico, en el Pérmico (figura 18), tanto la diversidad como la abundancia van disminuyendo paulatinamente hasta que en la extinción del límite Pérmico-Triásico hace desaparecer, casi por completo, a los conuláridos (91%) como el 96% de las especies marinas (Benton, 2005). Esta extinción fue provocada, entre otras causas, por impactos o por desprendimiento de metano del substrato marino (Tanner *et al.*, 2004).

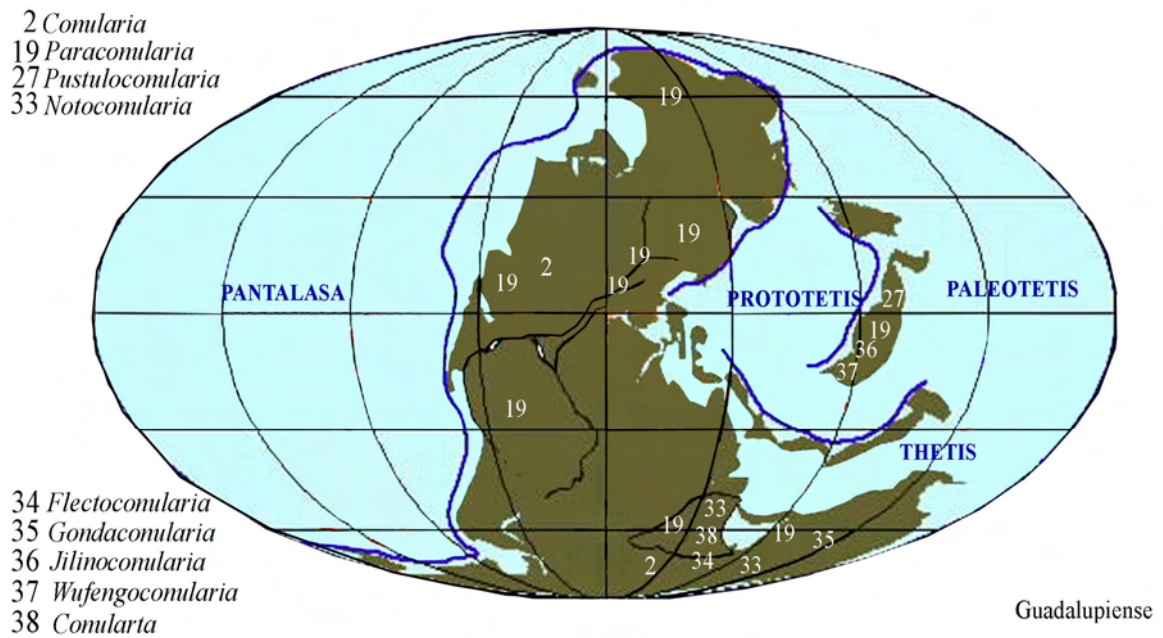


Figura 18. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Guadalupense

Taxones que aparecen por primera vez en el Pérmico son: *Flectoconularia* Waterhouse, 1979; *Gondaconularia* Waterhouse & Briggs, 1986; *Jilinoconularia* Liu, 1981 y *Wufengoconularia* Li, 1993. Estos géneros surgen en las regiones de Australia, India y China. Por otro lado, desaparecen: *Mesoconularia* Bouček, 1939; *Calloconularia* Sinclair, 1952 y los géneros chinos (*Beijingoconularia* Xu & Li, 1979; *Jiangsuconularia* Ding & Li, 1984 y *Nanjingoconularia* Ding & Li, 1984) que aparecieron en el Carbonífero. Puede que los taxones que aparecen por primera vez provengan de otros períodos, de los que no se ha encontrado registro hasta ahora.

En el caso de *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; *Paraconularia* Sinclair, 1940; *Pustuloconularia* Zhu, 1985; y *Notoconularia* Thomas, 1969 continúan su registro, pero con una drástica reducción.

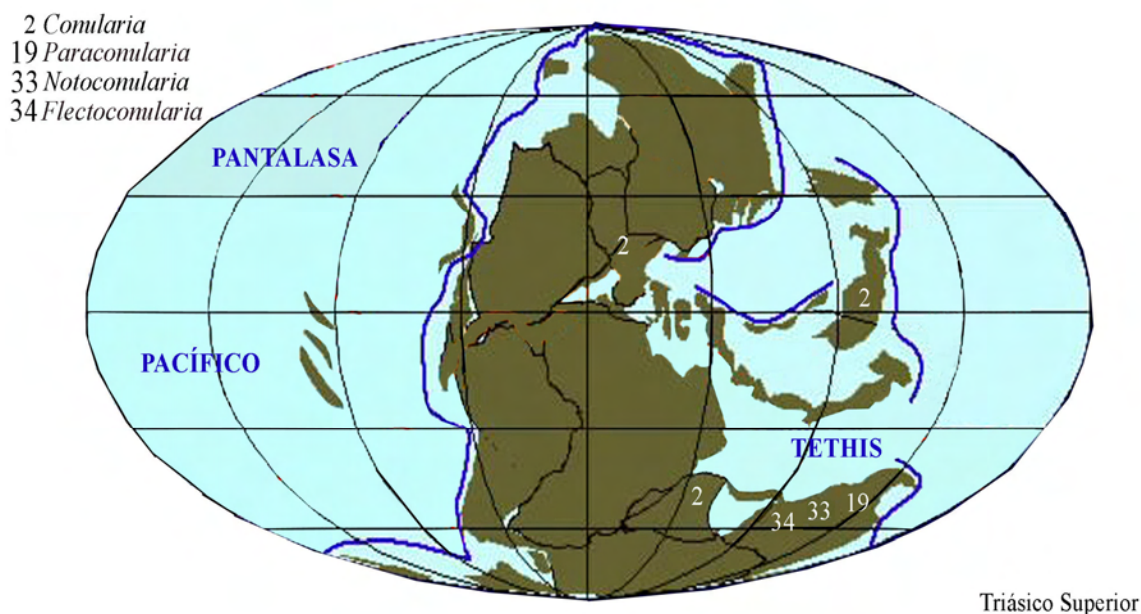


Figura 19. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Triásico Superior

Pasando el límite del Pérmico-Triásico (figura 19) siguen registrándose *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; *Flectoconularia* Waterhouse, 1979; *Paraconularia* Sinclair, 1940 y *Notoconularia* Thomas, 1969, desapareciendo el resto de los taxones (55%). Hay algunos registros (en el NHM) de *Metaconularia* Foerste, 1928 en las Budleigh Salterton Pebble Beds (BSPB) del Triásico Inferior de Devonshire (Inglaterra). Material que se corresponde con una especie ordovícica francesa (*Metaconularia pyramidata* [Hoeninghaus, 1832]), corroborando que el BSPB es material reelaborado del Grès de May (Ordovícico) que un día estuvo unido al terreno actual francés (Smith, & Edwards, 1991).

Y los últimos registros de conuláridos proceden del Jurásico Inferior (figura 20) de Armórica y los terrenos de Laurencia. Hay tres especímenes registrados: uno de *Conularia cancellata* citado por Argéliez (1856: p. 186 [fide Barrande, 1867: p. 7 y Zittel, 1887: p. 314]) que podría ser *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845) (razón por la que no se ha incluido en la figura 20); otro de *Conularia* sp. acorde a Kayser (1924: p. 111) y Zittel (1927: p. 572) de Armórica; y el último de *Glyptoconularia gracilis* (Hall, 1847) según Dana (1863: p. 455), en Norteamérica. Al ser tan pocos especímenes (tres) ponemos en duda la existencia de los conuláridos en este período. Los registros citados pueden ser pertenecientes a otros taxones que hayan sido excluidos de los conuláridos, como muchos de los especímenes de *Sphenothallus* Hall, 1874 que estaban agrupados como *Conularia gracilis* Hall, 1847 (Van Iten, 1994), o pueden tener errónea la capa estratigráfica en la que aparecen.

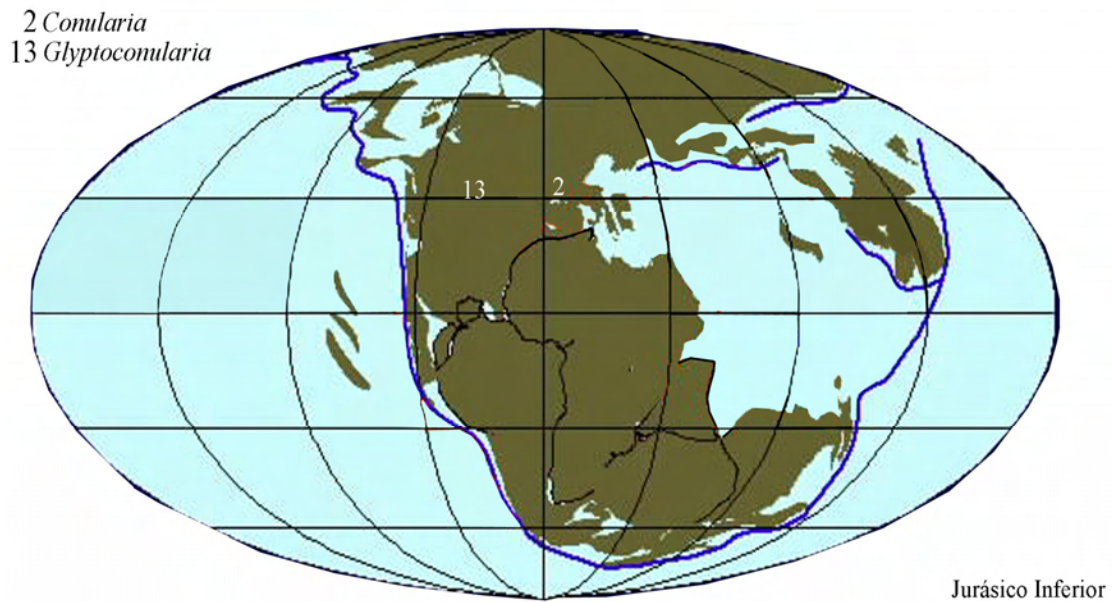


Figura 20. Distribución geográfica de los Conulariidae Walcott, 1886 durante el Jurásico

El hecho de su continuidad en el registro estratigráfico desde el Ediacárico hasta el Jurásico Inferior en una gran extensión paleogeográfica y su diversidad, nos da idea de la importancia que podrían tener como indicadores para las correlaciones estratigráficas.

En la tabla estratigráfica adjunta (tabla 4) se refleja la distribución cronológica de los géneros de la familia Conulariidae Walcott, 1886. Se han omitido *Cathayconularia* Xu & Li, 1979; *Conulariopsiella* Xu & Li, 1979; *Shixiconularia* Liu, 1981; *Sinoconularia* Zhang, 1976; y *Yinoconularia* Zhu, 1985 debido a que se desconoce el período en el que aparece, tan sólo que algunos de estos taxones aparecen en el Paleozoico Superior.

PERÍODO	GÉNEROS	
Jurásico	<i>Conularia</i>	<i>Paraconularia</i>
Triásico		<i>Glyptococcularia</i>
Pérmico		<i>Mesococcularia</i> <i>Callococcularia</i> <i>Pustulococcularia</i>
Carbonífero		<i>Holococcularia</i> <i>Reticulococcularia</i> <i>Sinuococcularia</i> <i>Changshacoccularia</i> <i>Beijingococcularia</i> <i>Jiangsuococcularia</i> <i>Nanjingococcularia</i>
Devónico	<i>Epiconularia</i> <i>Archaeococcularia</i> <i>Metacoccularia</i> <i>Pseudococcularia</i> <i>Climacococculus</i>	<i>Cynularia</i> <i>Cenococcularia</i> <i>Palaeonema</i> <i>Tasmanococcularia</i> <i>Laviconularia</i>
Silúrico	<i>Palaeococcularia</i> <i>Hexacoccularia</i> <i>Leiococcularia</i> <i>Palaeococcularia</i> <i>Palaeococculites</i> <i>Stratococcularia</i> <i>Azangococcularia</i> <i>Teresoccularia</i>	
Ordovícico	<i>Palaeococcularia</i> <i>Leiococcularia</i> <i>Palaeococcularia</i> <i>Palaeococculites</i> <i>Stratococcularia</i> <i>Azangococcularia</i> <i>Teresoccularia</i>	
Cámbrico	<i>Palaeococcularia</i> <i>Leiococcularia</i> <i>Palaeococcularia</i> <i>Palaeococculites</i> <i>Stratococcularia</i> <i>Azangococcularia</i> <i>Teresoccularia</i>	
Ediacariense	<i>Palaeococcularia</i> <i>Leiococcularia</i> <i>Palaeococcularia</i> <i>Palaeococculites</i> <i>Stratococcularia</i> <i>Azangococcularia</i> <i>Teresoccularia</i>	

Tabla 4. Distribución estratigráfica de los géneros de Conulariidae Walcott, 1886

A continuación se mostrará la distribución estratigráfica de las seis familias del suborden Conulariina Miller & Gurley, 1896 (tabla 5) para ratificar la preponderancia que tienen en el tiempo la familia objeto de estudio dentro de Conulariina, además de por la diversidad (tabla 12) y por la extensión paleogeográfica que abarcan (Kiderlen, 1937; Sugiyama, 1942; Xu & Li, 1979a, b; He, 1987).

PERÍODO	FAMILIA		
Jurásico	Conulariidae		Conulariopsidae
Triásico			Conulariopsidae
Pérmico			
Carbonífero			Himantooniidae
Devónico			
Silúrico			
Ordovícico	Carinacanthidae	Hexangulacanthidae	Conulariidae
Cámbrico			
Ediacariense			

Tabla 5. Distribución estratigráfica de las familias Conulariina
Miller & Gurley, 1896

5.3- Afinidades biológicas de los conuláridos

Las afinidades biológicas de este “enigmático” grupo de fósiles han sido estudiadas y rebatidas a lo largo de casi dos siglos, y aún, hoy en día, no hay un consenso por parte de los paleontólogos. Según Babcock (1991b) son los organismos que “más hipótesis han inspirado”, desde moluscos, a cordados invertebrados, pasando por conodontos, cnidarios, e incluso se han considerado como un filo independiente.

El estudio de sus afinidades empieza con Sowerby (1821) que los incluye dentro de los moluscos cefalópodos. Posteriormente, Eichwald (1840), Vanuxem (1842), Geinitz (1853) e Ihering (1881) los consideran moluscos gasterópodos. Y, concretamente, pterópodos acorde a una larga lista de paleontólogos: Archiac & Verneuil (1842), De Konink (1842-1844), Sandberger (1847), Rouault (1851), McCoy (1852, 1855), Barrande (1867), Tromelin & Lebesconte (1876a), Tromelin (1877), Hall (1879), Barrois (1891), Holm (1893), Lindström (1884), Walcott (1885), Delgado (1897, 1908), Marsille (1910), Hernández-Sampelayo (1942) y Dawydoff (1948).

Sin embargo, Neumayr (1879) los considera un grupo independiente dentro del filo Mollusca, seguido por Slater (1907) y Grabau & Shimer (1910).

Por su parte, Walcott (1884) cita catorce géneros, de diferentes familias, con similitudes a los conuláridos (Hyalithellidae, Tentaculitidae, Salterellidae, Matthewidae y Pterothecidae). Posteriormente, Zittel & Broili (1924) relacionan algunas de estas familias, coincidiendo con Walcott (1884), además, de encontrarles semejanzas con otras distintas (Hyalithellidae, Tentaculitidae, Styliolinidae y Torellidae). Asimismo, Miller & Gurley (1896) dejan a la interpretación si son pterópodos o gasterópodos (anteriormente Pteropoda formaba una clase distinta de Gasteropoda).

Pelseneer (1889) demostró que geocronológicamente no podían haber coexistido pterópodos con conuláridos, ya que los primeros son fundamentalmente cenozoicos y los últimos paleozoicos, además de existir diferencias elementales con los pterópodos, con lo que los agrupó como opistobranquios. Actualmente los opistobranquios es una clase que incluye a los pterópodos, pero anteriormente eran grupos diferentes al mismo nivel.

Waagen (1891) divide a estos “moluscos” en diversas familias (Conulariidae, Thecidae y Tentaculitidae); y Miller & Gurley (1896) incluyen dentro del orden Conularida a Conulariidae y Enchostomidae. En este orden se incluyen formas piramidales y cónicas de la fauna planctónica paleozoica que tenga en su composición fosfato cálcico y marcas transversales y/o longitudinales. En esa definición se agrupaban géneros como *Hyolithes* Eichwald, 1840, *Styliolina* Karpinsky, 1884, *Tentaculites* Schlotheim, 1820, *Coleolus* Hall, 1879, *Sphenothallus* Hall, 1847 y *Conchopeltis* Walcott, 1876.

Ruedemann (1896) los considera gusanos, teoría seguida por Weller (1925) y Lalicker & Moore (1952). Estos últimos lo asignaron al nivel de filo: Conularida, en el que se incluyeron además de los conuláridos, a los tentaculítidos, estilolínidos y a los esfenotálidos. Pero, en realidad lo que estudió Ruedemann (1896) no fueron conuláridos, sino ejemplares de *Sphenothallus* Hall, 1847, que sí que han sido considerados gusanos (Schmidt & Teichmüller, 1958; Mason & Yochelson, 1985, Fauchald *et al.*, 1986; Feldmann *et al.*, 1986; Cox *et al.*, 1986; Bodenbender *et al.*, 1989) y recientemente se les agrupa con los cnidarios (Peng *et al.*, 2005).

En el siglo XX, las hipótesis sobre sus afinidades se multiplican. En la primera mitad de siglo surgió la hipótesis con más fundamento y a la que nos adherimos desde aquí, la que los relaciona con los cnidarios, y concretamente con los escifozoos. Kiderlen (1937) y Knight (1937) fueron los primeros autores en considerar a los conuláridos escifozoos. Por una parte, Kiderlen (1937) los compara con las estauromedusas, orden de escifozoos, y por otra, Knight (1937) contrasta *Conchopeltis* Walcott, 1876 (incluido anteriormente en el grupo de los conuláridos) con los escifozoos también. Teoría seguida por Sinclair (1952); Moore & Harrington (1956); Sysoev & Chudinov (1962); Chapman (1966); Werner (1966; 1967a, b; 1973) que considera a *Stephanoscyphus* Allman, 1874 (coronado) como vínculo entre los escifozoos más primitivos y los conuláridos; Glaessner (1971); Tasch (1973); Lehman & Hillmer (1983); Van Iten (1987a, 1989a); Van Iten & Cox (1992a, b); Nudds & Sepkoski (1994); Van Iten *et al.* (2006b); y un largo etcétera.

Ya casi en la segunda mitad de siglo, Termier & Termier (1949) los relacionaron con ciertos hemicordados, los pterobranquios, al mismo tiempo que reconocían que los conuláridos poseen una organización distinta a cualquiera de las que podamos conocer hoy en día. Por su parte, en un principio Bischoff (1973) considera a los conuláridos como organismos que segregan conodontos. Esto se debe a las similitudes entre las espinas apicales de las “conularias” que estudió Kozlowski (1968) y las formas cónicas de los conodontos. Ya, en 1978, Bischoff propone el suborden Circonulariina para estos fósiles con septos internos que pueden homologarse a los septos de los cnidarios actuales. Más tarde, Steul (1984) los considera cordados, basándose en fotografías de rayos X sobre “conuláridos” del Devónico de Hunsrückschiefer (Alemania).

Algunos de los autores que los consideran independientes son Richter & Richter (1930) que no encuentran ninguna relación entre la morfología de los conuláridos con cualquier otro organismo vivo o fósil, al igual que Sinclair (1948a), Kozlowski (1968), Clarkson (1979), Fedonkin (1983), Olivier (1984) y Babcock & Feldmann (1986c) entre otros. Estos últimos autores erigen un nuevo filo: Conulariida.

El deficiente conocimiento, tanto de las partes blandas como del exoesqueleto de los conuláridos, es la causa principal de la asignación de los conuláridos bajo grupos tan dispares como moluscos, cordados o gusanos poliquetos.

Actualmente se ha avanzado en el estudio de este grupo, tanto de su exoesqueleto, como de las partes blandas de los mismos, por lo tanto, también se ha avanzado en sus afinidades biológicas, quedando reducidas a dos hipótesis, como filo independiente, o como una subclase de escifozoos.

A continuación, y de una forma cronológica, se estudiarán las distintas afinidades que se les han relacionado: moluscos, gusanos poliquetos, cnidarios, cordados y filo independiente.

5.3.1- Moluscos

Dentro de este grupo, se han considerado desde cefalópodos o pterópodos, hasta una clase independiente que abarcaba a los conuláridos dentro de los moluscos (tabla 6).

Como se ha comentado anteriormente, el primer autor en considerar a los conuláridos moluscos fue Sowerby (1821), debido a su parecido externo con los cefalópodos nautiloideos ortoconos (figura 21A). Hipótesis seguida por algunos autores como Agassiz (*fide* Sowerby, 1837), Eichwald (1840), Vanuxem (1842), Portlock (1843) y Geinitz (1846, 1853), que se ratificaron con el descubrimiento, por parte de Hall (1847), de un “sifón” en ciertos “conuláridos”. Ihering (1881) llegó a la conclusión de que pertenecerían al grupo más antiguo de cefalópodos con sifones (Kiderlen, 1937).

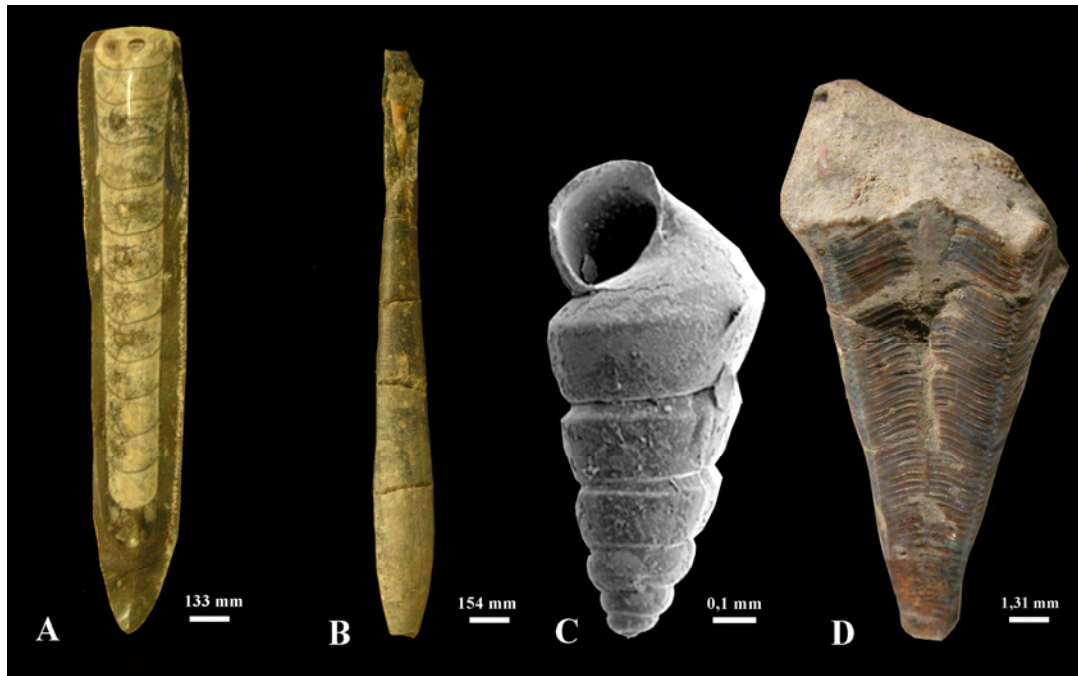


Figura 21. (A) Nautiloideo ortocono (Orthocerida indet. del Silúrico de Marruecos; Cortesía del Museo Paleontológico de Zaragoza (EMPZ 2007/6) (Universidad-Gobierno de Aragón)); (B) Coleoideo (dibranchial) (Belemnnoidea indet. del Jurásico de Ricla, Zaragoza; Cortesía del Museo Paleontológico de Zaragoza (MPZ 2006/377) (Universidad-Gobierno de Aragón)); (C) Thecosomado (pterópodo) (www.gsi.gov.in/images); y (D) Conulárido (*Calloconularia* cf. *holdenvillae* (Girty, 1911) del Pennsylvaniense de Texas, G 43183 del NHM)

Phylum Mollusca (Linnaeus, 1758) Cuvier, 1795 <i>sensu</i> Brusca & Brusca (1990)	
Clase Aplacophora von Ihering, 1876	
Clase Bivalvia Linnaeus, 1758 (Pelecypoda Goldfuss, 1920)	
Clase Caudofoveata Boettger, 1955	
Clase Cephalopoda Cuvier, 1797 <i>sensu</i> Naef, 1921-1923	(*)
Subclase Tetrabranchia Owen, 1832	
Orden Nautilida Agassiz, 1847	(*)
Subclase Coleoidea Bather, 1888 (Dibranchia Owen, 1836)	(*)
Clase Gastropoda Cuvier, 1797 <i>sensu</i> Abbott & Dance, 2000	(*)
Subclase Opisthobranchia Milne-Edwards, 1848	(*)
Orden Acochlidia Fahrner & Haszprunar, 2002	
Orden Aplysiomorpha Pelseneer, 1906	
Orden Cephalaspidea Fischer, 1883	
Orden Gymnosomata Blainville, 1824	
Orden Notaspidea Fischer, 1883	
Orden Nudibranchia Blainville, 1814	
Orden Pleurobranchomorpha Pelseneer, 1906	
Orden Pyramidellomorpha Fretter, 1979	
Orden Sacoglossa Von Ihering, 1876	
Orden Soleolifera Solem 1978	
Orden Thecosomata Blainville, 1824 (Pteropoda Pelseneer, 1888)	(*)
Subclase Prosobranchia Milne-Edwards, 1848	
Subclase Pulmonata Cuvier <i>in</i> Blainville, 1814	
Clase † Helcionelloida Peel, 1991	
Clase Monoplacophora Odhner, 1940	
Clase Polyplacophora Blainville, 1816 (Amphineura Von Ihering, 1876)	
Clase † Rostroconchia Pojeta, Runnegar, Morris & Newell, 1972	
Clase Scaphopoda Bronn, 1862	

Tabla 6. Cuadro sistemático de Mollusca (Linnaeus, 1758) Cuvier, 1795.
(*) Grupos en los que se han incluido los conuláridos. (†) Grupos exclusivamente fósiles

Curiosamente, Eichwald (1840) y Dana (1863) los consideraron cefalópodos dibranquiales (figura 21B), con un endoesqueleto y sifón tubular, para, posteriormente, sumarse a la hipótesis de Archiac & Verneuil (1842) y Koninck (1844; 1883) que los consideraron pterópodos (figura 21C) acorde a la forma externa del exoesqueleto (Eichwald, 1860 y Dana, 1875, 1879 *fide* Kiderlen, 1937). Otros autores que los consideraron pterópodos son: Sandberger (1847), con el estudio del pterópodo *Cleodora pyramidata* Linnaeus, 1767 que lo relacionó con los conuláridos; y posteriormente se suman: D'Orbigny (1850), Quenstedt (1852), McCoy (1852), Roemer (1857), Murchison (1859 –este es uno de los primeros autores que representan a los conuláridos en la posición de vida original–), Eichwald (1860), Barrande (1867), Dana (1874), Hall (1879), Lindström (1884), Walcott (1885), Geikie (1893), Lapparent (1893), Credner (1897), Toula (1900), Abel (1909), Kayser (1923) y Schaffer (1924).

Walcott (1886) y Kozłowski (1913) los incluyen en un grupo especial dentro de los gasterópodos; y Pelseneer (1889), Prosser *et al.* (1913), Bassler (1919) y Swartz & Prouty (1923) los relacionan con los gasterópodos opisthobranquios (Kiderlen, 1937; Babcock, 1991b).

Finalmente, Slater (1907) es de las primeras autoras que plantea la necesidad de crear una nueva clase de moluscos para incluir los conuláridos. Esta propuesta que Slater no llegó a formalizar, es seguida por Walther (1908), Diener (1915) y Grabau & Shimer (1910) entre otros.

Pero, realmente, los moluscos difieren de los conuláridos por su sección transversal, su ornamentación y composición del esqueleto. Los moluscos no tienen sección transversal cuadrangular, su ornamentación transversal es muy diferente de la de los conuláridos (se basa en suturas que se corresponden con los tabiques internos), y la composición del esqueleto no es fosfática. La única similitud que se puede observar está en la región apical de los cefalópodos y el tabique apical de algunos conuláridos. Esto hizo ver o asimilar por parte de algunos autores (Hall, 1847, 1852; Dana, 1863) el sifón, con esa extensión posterior del manto que llega hasta la cámara embrionaria, con el elemento axial en algunos conuláridos como *Conularia trentonensis* Hall, 1847, *Conularia cancellata* Sandberger, 1847 y *Conularia gracilis* Hall, 1847 (figuras 22 y 10).

Las relaciones y diferencias entre los distintos grupos de moluscos y conuláridos se pueden ver en la tabla adjunta (tabla 7).

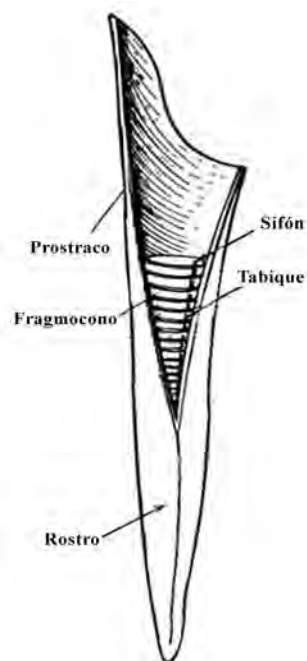


Figura 22. Morfología de un cefalópodo –*Belemnites* Gesner, 1758-

Caracteres	Moluscos cefalópodos tetrabranquios nautiloideos ortoconos	Moluscos cefalópodos coleoideos (dibranquios)	Moluscos gasterópodos opistobranquios thecosomados (pterópodos)	Conuláridos
Composición del esqueleto	Carbonato cálcico y una base orgánica, la conquiolina, que tiene naturaleza proteica y también contiene glúcidos	Carbonato cálcico y una base orgánica, la conquiolina, que tiene naturaleza proteica y también contiene glúcidos	Carbonato cálcico y una base orgánica, la conquiolina, que tiene naturaleza proteica y también contiene glúcidos	Fosfato cálcico, quitina, quitinofosfato, fosforita y colofonita
Ornamentación	Suturas Líneas de crecimiento	Suturas	Costillas transversales y/o longitudinales	Costillas transversales fundamentalmente
Región apical	Tabicada con concavidad hacia la abertura	Tabicada con concavidad hacia la abertura	Sin tabicar Cóncava adaberturalmente	Puede tener o no tabique apical. Cóncava adaberturalmente
Sección transversal	Circular o elipsoidal	Circular o elipsoidal	Circular o elipsoidal	Cuadrangular
Simetría	Birradial	Birradial	Birradial	Tetrámera Birradial
Tipo de esqueleto	Exoesqueleto	Endoesqueleto Sin esqueleto	Exoesqueleto Sin esqueleto	Exoesqueleto

Tabla 7. Relaciones y diferencias entre distintos grupos de moluscos y conuláridos

5.3.2- “Gusanos” (poliquetos)

El primer paleontólogo en considerarlos dentro de este grupo fue Ruedemann (1896). Pero este estudio está basado en unos especímenes que relamente no eran conuláridos, sino *Sphenothallus* Hall, 1847 (ver *Discusión de algunos elementos morfológicos* en el apartado 4.1.). Dichos ejemplares, procedentes de Utica Shale, Ordovícico Medio final, de Nueva York, tenían un disco basal por el que se unían al substrato diferenciándose de los conuláridos que utilizan el tallo.

Más tarde, Kiderlen (1937) relaciona *Serpulites* Sowerby in Murchison, 1839 con *Conularia africana* Sharpe, 1856 por la simetría “birradial”, la línea media, septos, abertura, partes blandas y musculatura septal. Considera que puede haber existido un desarrollo similiar entre ambas formas o en el caso del conulárido, una línea descendente desde el gusano, pero, en realidad los conuláridos tienen su primer registro anterior al de los serpulidos y su morfología no tiene nada en común con este grupo de gusanos.

Diferencias que hay entre ambos grupos son que los tubos en los que habitan los gusanos poliquetos (figura 23), como *Serpulites* Sowerby in Murchison, 1839, no forman parte del organismo en sí, y se suele encontrar arqueados y adosados a un substrato, cuya composición es de naturaleza orgánica o incluso calcárea. Y es el cuerpo el que está segmentado. Contrariamente, el tubo que rodea las partes blandas del conulárido forma parte del organismo, es su exoesqueleto; raramente se arquea, y si lo hace es en su región apical. Se suele encontrar aislado. Por otra parte, la composición del mismo es fosfática. Su ornamentación se basa, fundamentalmente, en costillas transversales, y las partes blandas del organismo no están segmentadas (tabla 8).



Figura 23. Tubo de *Serpulites* sp. del Jurásico de St. Amour (Francia) (I-18624 del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC))

Caracteres	“Gusanos” (poliquetos)	Conuláridos
Aislados o no	No Aparecen incrustados en el sustrato y suelen formar colonias	Normalmente aislados
Arqueamiento	Tubo arqueado	Exoesqueleto raramente arqueado apicalmente
Composición del tubo / exoesqueleto	Orgánico o calcáreo	Fosfato cálcico fundamentalmente
Cuerpo segmentado	Cuerpo segmentado	Partes blandas sin segmentar
Exoesqueleto	No tienen Habitan en un tubo que es segregado por su epidermis que puede tener opérculo	Tienen exoesqueleto segregado por un tejido que debió rodear las partes blandas y tiene terminaciones aberturales
Ornamentación	Tubo normalmente liso	Exoesqueleto ornamentado

Tabla 8. Relaciones y diferencias entre “gusanos” (poliquetos) y conuláridos

5.3.3- Cnidarios

Esta hipótesis fue propuesta por dos autores independientemente en el mismo año: Kiderlen (1937) y Knight (1937) y podría decirse que sustituyó, en general, a la que incluía a los conuláridos en los moluscos.

Kiderlen (1937) observó que la organización de los conuláridos aparece en los escifozoos, con lo que decidió comparar el exoesqueleto de los conuláridos con el de la estauromedusa *Haliclystus* Clark, 1863, encontrando que comparten los siguientes caracteres:

1. Simetría tetrarradial, tanto externa como internamente (en septos y musculatura septal).
2. Similitud entre los septos bifurcados distalmente de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) y las fibras musculares de *Haliclystus* Clark, 1863.
3. Fijación al sustrato de individuos jóvenes de *Sphenothallus angustifolius* Hall, 1847 (Rudemann, 1896, 1898), de modo análogo a *Haliclystus* Clark, 1863.

De estos tres caracteres, sólo hay uno que no se pueda considerar hoy en día, que es el que se basa en *Sphenothallus* Hall, 1847, al haber sido excluido del grupo de los conuláridos. Los otros dos siguen siendo clave en las afinidades de los conuláridos.

Paralelamente, Knight (1937) comparó el “conulárido” *Conchopeltis* Walcott, 1876 con los escifozoos y lo incluyó en la familia Conulariidae Walcott, 1886, y ésta a su vez en el filo Coelenterata Linnaeus, 1758 (que agrupaba a Cnidaria Hatschek, 1888 y Ctenophora Eschscholtz, 1829). Pero este taxón actualmente no pertenece al grupo de los conuláridos, por lo que su estudio no sustenta esta teoría.

Posteriormente, Moore & Harrington (1956a, b) consideran a los conuláridos como los cnidarios más afines a los escifozoos, corroborando las observaciones de Kiderlen (1937), a excepción de incluir a los serpulítidos. Erigen un nuevo grupo, la subclase Conulata, que junto con la subclase Scyphomedusae Lankaster, 1877, forman la clase Scyphozoa Götte, 1887, basado en el estudio comparativo que hacen de la especie *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) con dos taxones de estauromedusas: *Craterolophus* Clark, 1863 y *Haliclystus* Clark, 1863. Relacionan su simetría tetrámera y estructura septal (septos interradales y musculatura), que en el caso del conulárido los septos interradales bifurcados son de naturaleza quitinofosfática y en las escifomedusas de tejido blando.

Años más tarde, Chapman (1966), Werner (1966; 1967a, b; 1973), Grasshoff (1984) y Robson (1985) suponen a los conuláridos como antecesores de los escifozoos. Chapman (1966) y Werner (1966) se basaron en la comparación del coronado *Stephanoscyphus* Allman, 1874 con los conuláridos. El primero de estos autores equipara la secreción del exoesqueleto de *Stephanoscyphus* Allman, 1874 y la de los conuláridos; y Werner (1966) confronta las ocho apófisis dentiformes (perradios e interradios) que contiene *Stephanoscyphus* Allman, 1874 en su interior, con las aristas y líneas medias de los conuláridos, correspondiéndose las de mayor tamaño con las aristas, y las menores con las líneas medias, con lo que concluyeron que *Stephanoscyphus* Allman, 1874 es una forma intermedia entre los escifozoos actuales y los conuláridos.

Si se compara ambos grupos, coronados y conuláridos, se pueden observar diferencias en la ornamentación, como la ausencia de costillas transversales y líneas medias en los coronados; y diferente sección transversal, que en el primer grupo es circular y en el segundo cuadrangular. Pero, lo que no se puede rebatir es la simetría tetrámera, la composición del exoesqueleto de fosfato cálcico que une ambos grupos, al igual que las estructuras axiales de los conuláridos que son parecidas a las que tienen los escifozoos por estrobilización (Van Iten, 1991b).

Bischoff (1978), por su parte, compara a los conuláridos con los hidrozoos (*Sertularella quadrata* Nutting, 1904) y con los escifozoos estauromedusas (*Craterolophus* James-Clark, 1863, *Haliclystus* Clark, 1863). Observa que tienen en común con los hidrozoos la simetría tetrámera, el tallo de fijación al substrato y, concretamente, con ciertos hidrozoos, el exoesqueleto. En el caso de los escifozoos, la simetría tetrámera, y los septos bifurcados de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) homólogos con los mesenterios de los taxones de las escifomedusas estudiadas (Bischoff, 1978). Consideró a los septos como base para la inserción de los músculos, llegando a la conclusión que los conuláridos son verdaderos Scyphozoa con esqueleto externo, de simetría tetrámera tanto externa como internamente (en septos y musculatura septal) hasta el cierre de las terminaciones aberturales, con lo que concluyó que los escifozoos actuales descienden de los conuláridos.

Glaessner (1971) fue el primero en considerar a los conuláridos filogenéticamente, con un esquema que modificó Bischoff (1978), situando a los conuláridos dentro de los cnidarios, pero en una línea filética distinta de la clase Scyphozoa Götte, 1887, en la que los descendientes del grupo contengan *Conchopeltis* Walcott, 1876 y *Conomedusites* Glaessner & Wade, 1966 (figura 24).

Más tarde, Van Iten (1987a, 1989a) hizo una recopilación de las afinidades posibles y comprobó que los conuláridos son más afines a los escifozoos que a los moluscos o poliquetos. En su comparación con los escifozoos, equiparó el tipo de reproducción, por estrobilización de los coronados (cuando por fisión transversa del extremo oral de un escifistosoma se reproducen escifomedusas) con los restos de las partes blandas de los conuláridos y asímilo que el tabique apical de los conuláridos tenía lugar una vez que el individuo se desprendía del substrato, para tener un modo de vida libre. Pero este modo de vida podría haber sido provocado forzosamente, por rotura del exoesqueleto en medios de alta energía. También Jerre (1991, 1994a) considera a los conuláridos cercanos a los escifozoos actuales, y para ello basa sus estudios en la comparación de la microestructura del exoesqueleto de los conuláridos con el de los coronados, y los septos de los conuláridos con los de las estauromedusas, observando una homología entre ambos tipos de septos.

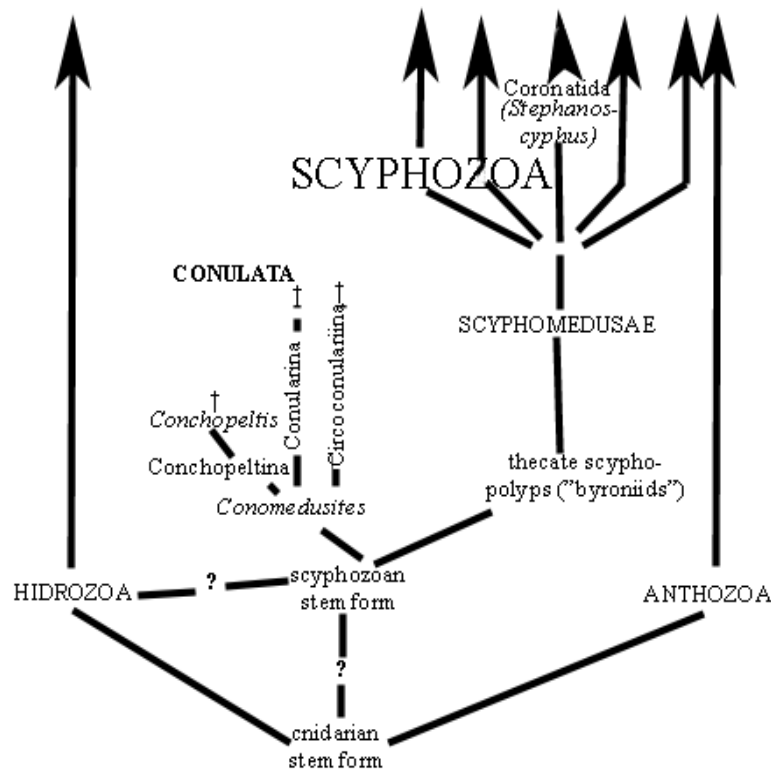


Figura 24. Esquema filogenético de los Cnidaria Hatschek, 1888 (Bischoff, 1978: fig. 14). (†) extintos

McKinney *et al.* (1995) estudia 52 especímenes del Carbonífero de los Pirineos Centrales y observa en algunos ejemplares reproducción asexual por fisión distal, con brotes de nuevos individuos. Teniendo en cuenta que hay cuatro grupos de organismos que tengan este tipo de reproducción (Placozoa, Phoronida, Anthozoa y Scyphozoa), con brotes de nuevos individuos al igual que en los especímenes de los Pirineos, estos autores concluyen, por eliminación, que filogenéticamente los conuláridos son escifozoos, diferenciándose de los Placozoa por no ser

metazoos ameboides con forma de disco aplanado y por tener exoesqueleto; de los Phoronida, por no ser bilateralmente simétricos y vermiformes, con tubos quitinosos; y de los Anthozoa por no tener pólipos sin esqueleto o éste está compuesto de carbonato cálcico. Por tanto, son con los Scyphozoa con los que más similitudes tendrían los conuláridos, con esqueletos orgánicos, potencialmente flexibles, y reproducción asexual con estrobilización.

Se ha podido observar que los estudios comparativos que se han llevado a cabo entre los conuláridos y los órdenes Coronatae Vanhöffen, 1892 y Stauromedusae Haeckel, 1877, pertenecientes a la clase Scyphozoa Götte, 1887, reflejan las siguientes analogías:

- simetría tetrámera que se da en las caras del exoesqueleto, en las terminaciones aberturales y en la estructura interna, septos y carenas;
- similitud de los septos y carenas con los interradios y perirradios de los escifozoos;
- microestructura del exoesqueleto de los conuláridos y la teca de los escifozoos, por derivación ectodérmica;
- evidencia de ser organismos sésiles.

Pero, también es cierto, que hay especies en las que los conuláridos tienen exoesqueletos de simetría birradial, carácter que no se debe sobrevalorar taxonómicamente (Ivantson & Fedonkin, 2002) ya que los invertebrados actuales con simetría radial primaria y secundaria muestran un gran número de variaciones, y en el caso de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) muestra una simetría tetrámera que corrobora la afinidad con los escifozoos (Jerre, 1994a, b). Si se tiene en cuenta los casos teratológicos de los conuláridos en los que aparecen tres e incluso seis caras, también hay que considerar los casos aberrantes de escifozoos que tienen tres, cinco e incluso seis septos (Van Iten *et al.*, 1991).

Seguidamente compararemos a algunos de los dos órdenes de escifozoos que más se les puede relacionar con los conuláridos: Coronatae Vanhöffen, 1892 y Stauromedusae Haeckel, 1877.

5.3.3.1- Comparación entre escifozoos coronados y conuláridos

Comparemos un coronado con un conulárido. Primero tendremos en cuenta que los pólipos coronados denominados *Stephanoscyphus* Allman, 1874 dan lugar a medusas de al menos tres géneros *Atorella* Vanhöffen, 1902, *Linuche* Eschscholtz, 1829 y *Nausithoe* Kolliker, 1853 (acorde a Werner, 1967a, b; 1971, 1974, 1979). Por primera vez en el estudio de las afinidades biológicas, comparemos la sección transversal del pólipo de *Atorella japonica* Kawaguti & Matsuno, 1981 (figura 25) con un conulárido (figura 11A) y podremos observar “cierta” similitud entre los perirradios e interradios de los coronados, con las carenas y septos de los conuláridos. Al igual que suele ocurrir en los coronados, con las proyecciones perirradiales

mayores que las interradales, hay ciertos conuláridos con estructuras internas seriadas que tienen las carenas más destacadas que los septos (*Climacoconus sinclairi* Van Iten *et al.*, 1996 y *Climacoconus quadratus* [Walcott, 1876]), con lo que se ha llegado a interpretar que las invaginaciones longitudinales perirradiales de los coronados son homólogas a las carenas de los conuláridos (Van Iten *et al.*, 2000).

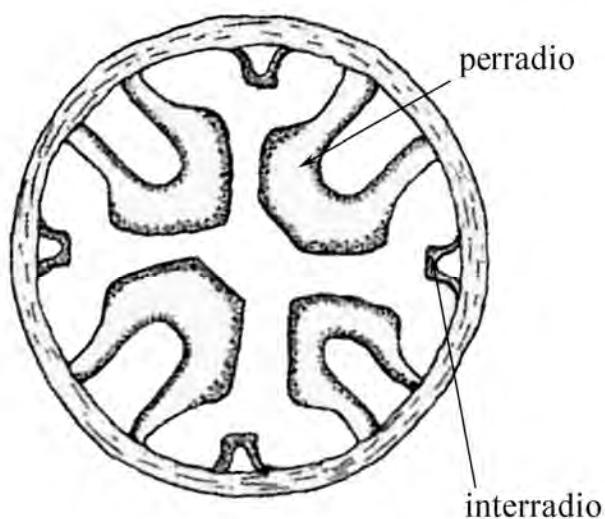


Figura 25. Sección transversal de *Atorella japonica* Kawaguti & Matsuno, 1981 (Kawaguti & Matsuno, 1981; fig. 4; Morandini & Jarms, 2005: fig. 6)

Por otra parte, también contrasta la forma de la sección transversal en ambos grupos, siendo circular o semicircular en los primeros y cuadrangular de los segundos. Pero, sin embargo, la boca de *Stephanoscyphus racemosus* Komai, 1936 tiene una forma rectangular que se asemeja a la abertura de algunas especies de conuláridos que tienen sección transversal rectangular, con lo que Werner (1970) infiere que la teca de los coronados es heredada de los conuláridos. Y ambos grupos comparten la simetría tetrámera.

Otros caracteres que comparten los coronados y los conuláridos son: la microestructura de la teca o exoesqueleto, y el crecimiento de ésta, que en ambos grupos es producido por los tejidos lindantes con la superficie interna del ectodermo (Bischoff, 1978; Van Iten, 1991b; Van Iten *et al.*, 2000). En el caso de los coronados la teca está compuesta de dos capas formadas por múltiples láminas de unos 0,012µm de espesor. La capa interna es lisa y tiene un espesor de 16 a 20µm, a excepción de la zona abertural donde es más delgada o está ausente, confiriendo mayor flexibilidad a la teca. Esta capa sería la única que recubriese las zonas dañadas. Y la capa externa, de dos a cuatro micras de espesor, es la que sustenta la ornamentación (Chapman & Werner, 1972; Van Iten, 1991b). Los conuláridos también tienen dos capas en el exoesqueleto que están formadas por láminas con un espesor que oscila de uno (Van Iten, 1991b) hasta 10µm (Jerre, 1994b). El grosor de estas capas es muy variable, desde 56 a 70µm en las caras del exoesqueleto, hasta los 230 o 370µm en las aristas de al menos siete especies (Moore & Harrington, 1956a), e incluso de 2.000 a 3.000µm en algunas

regiones localizadas del exoesqueleto de *Metaconularia calderi* Sinclair (Van Iten, 1991b). La capa interna está mineralizada y se desarrolla una vez que se ha formado la externa y ésta no está mineralizada y crece hasta que el individuo alcanza cierto tamaño (Van Iten, 1991b). La flexibilidad del exoesqueleto se puede intuir al encontrar fósiles deformados como algunos de los especímenes estudiados en la colección del NHM (figura 7) y en los estudios tafonómicos de Rodrigues *et al.* (2003b), además de percibir la misma en las terminaciones aberturales que pudieron cerrar la abertura sin ningún tipo de articulación en los márgenes de las terminaciones aberturales. Probablemente éstos fueron cambiando de posición de un modo continuado según crecía el individuo, ya que no se han encontrado curvamientos prolongados (Moore & Harrington, 1956a), tan sólo pequeñas irregularidades en el crecimiento del exoesqueleto –constricciones–.

En lo que respecta a la composición de la teca y el exoesqueleto, difieren parcialmente. En el caso de las tecas de los coronados suele ser quitinosa, pero en algunas especies de *Byronia* Matthew, 1899 entre el Ludlow-Prídoli y Devónico se ha constatado que están compuestas principalmente de fosfato cálcico (Bischoff, 1978). En el caso de los conuláridos, el estudio de la composición del exoesqueleto muestra, que además de fosfato cálcico puro principalmente, están compuestos de quitina, quitinofosfato, fosforita y colofonita (Bouček & Ulrich, 1929; Moore & Harrington, 1956a), y que algunas especies ordovícicas tienen entre 66,6 y 70,9 % de fosfato cálcico, y algunas carboníferas un 96 % de fosfato cálcico (Moore & Harrington, 1956a). Esta diferencia en el porcentaje de fosfato cálcico podría estar influenciada por el medio de deposición y la naturaleza de la litología donde han fosilizado los conuláridos (Bischoff, 1978). También se han podido observar cambios de biomineralización en las costillas transversales de un mismo individuo (Ivantson & Fedonkin, 2002). Teniendo en cuenta la evolución de los exoesqueletos en el tiempo, se puede observar un reforzamiento del exoesqueleto en las especies del Paleozoico Superior, que si lo extrapolamos retrospectivamente se puede llegar a deducir que el exoesqueleto de los conuláridos se ha ido mineralizando en su desarrollo evolutivo, procediendo de formas casi orgánicas.

La ornamentación de la teca de los coronados es continua y recta, a diferencia de la de los conuláridos, con costillas transversales discontinuas y convexas adaberturalmente, que pueden estar tuberculadas, y con líneas medias que dividen a la cara en dos partes iguales (Van Iten *et al.*, 2000).

Las partes blandas de los coronados coinciden básicamente con las de los conuláridos, a excepción de los canales radiales que no están presentes en la mayoría de los escifostomas (fase pólipo), en los coronados (Bischoff, 1978). En el caso del elemento axial, que Van Iten (1991b) observó en *Eoconularia amoena* Sinclair, 1944, es considerado homólogo del que se produce en la estrobilización de los escifopólipos, coincidiendo en ambos grupos en el tipo de reproducción (Ivantson & Fedonkin, 2002).

Además, coronados y conuláridos son organismos sésiles que se unen al substrato por su región apical. Pero, difieren en el modo de la fijación, que en los coronados es por un disco de fijación y en los conuláridos por un tallo.

Las relaciones y diferencias entre los coronados y conuláridos se plasman en la siguiente tabla (tabla 9).

Caracteres	Escifozoos coronados	Conuláridos
Canales radiales	No presentes	Sí presentes
Composición de la teca y el exoesqueleto	Quitinosa Fosfato cálcica en algunas especies de <i>Byronia</i> entre el Ludlow-Prídoli y Devónico Inferior	Fosfato cálcico puro principalmente, quitina, quitinofosfato, fosforita y colofonita
Crecimiento de la teca o exoesqueleto	Producido por los tejidos lindantes con la superficie interna del ectodermo	Producido por los tejidos lindantes con la superficie interna del ectodermo
Flexibilidad de la teca o exoesqueleto	Sí, al ser orgánica	Sí, con especímenes deformados y terminaciones aberturales sin articulación
Microestructura de la teca o exoesqueleto	2 capas formadas por láminas de unos 0,012µm de espesor	2 capas formadas por láminas de 1 a 10µm de espesor
Mecanismo de fijación	Disco de fijación	Tallo
Ornamentación de la teca o exoesqueleto	Continua y recta	Con costillas transversales discontinuas y convexas adaberturalmente, que pueden estar tuberculadas, y con líneas medias
Proyecciones en el interior de la teca / exoesqueleto	Perirradios (mayor longitud) Interradios (menor longitud)	Carenas (a veces mayor longitud) Septos (normalmente con mayor longitud)
Reproducción	Estrobilización de los escifopólipos	Estrobilización
Sección transversal	Circular o semicircular Excepción: boca rectangular de <i>S. racemosus</i>	Cuadrangular
Sésil	Sí	Sí
Simetría	Tetrámera	Tetrámera Birradial

Tabla 9. Relaciones y diferencias entre escifozoos coronados y conuláridos

Para terminar, los escifopólipos coronados (*Byronia* Matthew, 1899) coinciden cronológicamente con los conuláridos del Cámbrico Inferior al Devónico (Bischoff, 1978).

5.3.3.2- Comparación entre escifozoos estauromedusas y conuláridos

Comparemos ahora la sección transversal de un escifozoo estauromesa (*Haliclystus* Clark, 1863) (figura 26) en su de fase pólipo con la figura 11B que corresponde a *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895). En la estauromedusa se puede observar cada septo comprendido por una invaginación ectodérmica con forma de embudo, y en su porción libre, a ambos lados, tiene dos filas longitudinales de filamentos gástricos cargados de nematocistos (cnidocistos). En la

parte fija del mismo está el músculo longitudinal retractor, que cuando se contrae provoca el descenso del individuo. Se puede observar que la organización de los septos de la estauromedusa es similar a la de los septos bifurcados distalmente del conulárido (Kiderlen, 1937).

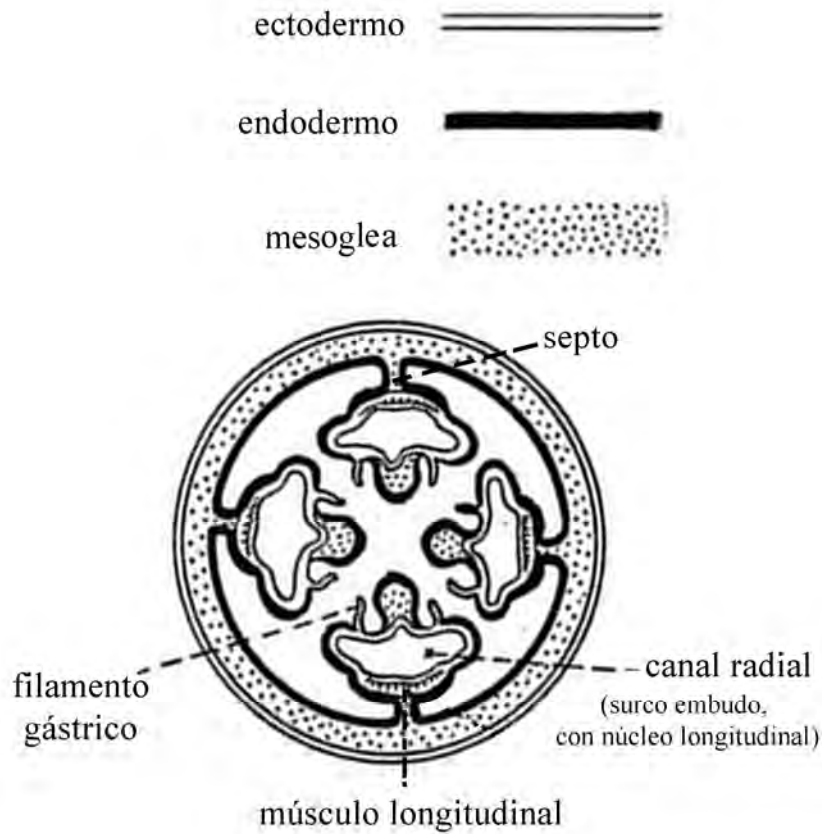


Figura 26. Sección transversal de *Haliclystus* Clark, 1863 (Gross, 1900 *vide* Mayer, 1910: fig. 33.2a)

Acorde a Jerre (1994b), después de su estudio de anatomía comparada de la sección transversal de la estauromedusa *Craterolophus tethys* Clark, 1863 y la de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) en sus sucesivas etapas de desarrollo ontogénico, los septos de los conuláridos deben haber sido formados por tejido blando de forma similar a las estauromedusas, y servirían para la fijación de los músculos, como ocurre en la mayoría de los escifozoos actuales (Thiel, 1966). Este autor reconoció cuatro etapas ontogénicas:

1. Primera etapa: *C. tethys* Clark, 1863 y *E. loculata* (Wiman, 1895) sin septos bifurcados. En el primer taxón, la sección transversal corresponde a la parte inferior del tallo (figura 27A), en la que los septos se unen en el centro de la teca formando una cruz, a diferencia de *E. loculata* (Wiman) que no llegan al centro de la cavidad interna del exoesqueleto. En ambas especies la sección transversal es cuadrada y la simetría tetrámera.

2. Segunda etapa: sección transversal de la parte más inferior de cáliz de *C. tethys* Clark, 1863 (figura 27B) con septos en la etapa inicial de bifurcación formando un ángulo entre 110° y 120°. En *E. loculata* (Wiman, 1895) los septos se están bifurcando con un ángulo entre 110° y 130°. Ambas especies tienen ángulos muy similares en la bifurcación de los septos y coinciden en la simetría tetrámera, pero con secciones transversales distintas. La primera especie con sección transversal circular y la segunda cuadrada.
3. Tercera etapa: aparece un curvamiento de las ramas septales hacia la cara del exoesqueleto. Sección transversal en la parte superior del cáliz de *C. tethys* Clark, 1863 (figura 27C) que, probablemente, se corresponde con una etapa madura de *E. loculata* (Wiman, 1895), ya que aparece en ejemplares mayores de dos a tres milímetros de longitud. Es la etapa que ilustró Wiman (1895) en una sección transversal de *E. loculata* (figura 11B). Aquí siguen coincidiendo ambas especies en la simetría tetrámera, pero con secciones transversales distintas. La primera especie con sección transversal circular y la segunda cuadrada.
4. Cuarta etapa: etapa madura. Los septos de *C. tethys* Clark, 1863 son más complejos que los septos de *E. loculata* (Wiman, 1895). Ambas especies concuerdan en sus septos bifurcados y simetría tetrámera, y siguen difiriendo en las secciones transversales, siendo circular y cuadrada respectivamente.

Los septos de *C. tethys* Clark, 1863 están conectados por una pared llamada claustro que divide a la cavidad gástrica en el centrogastro y las bolsas radiales laterales. En el caso de *E. loculata* (Wiman, 1895) los septos tienen una organización parecida aunque no están conectados por el claustro. Probablemente el espacio delimitado entre dos septos y una arista equivale a una bolsa radial, y el espacio central abierto rodeado por los cuatro septos sería homólogo al centrogastro de *C. tethys* Clark, 1863 (Jerre, 1994b) (figura 28).

Por tanto, los septos en las estauromedusas como *Craterolophus tethys* Clark, 1863 tienen una mayor similitud a los septos de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) que los coronados.

La microestructura de la teca o el exoesqueleto, y el crecimiento de la misma o el mismo en ambos grupos, son producidos por los tejidos lindantes con la superficie interna del ectodermo al igual que los coronados y está formado por dos capas. Al igual que en los coronados la capa interna está mineralizada y se desarrolla una vez que se ha formado la externa y esta última no está mineralizada y crece hasta que el individuo alcanza cierto tamaño (Van Iten, 1991b). La flexibilidad también se da en los dos grupos, extrapolando lo de los coronados para este grupo.

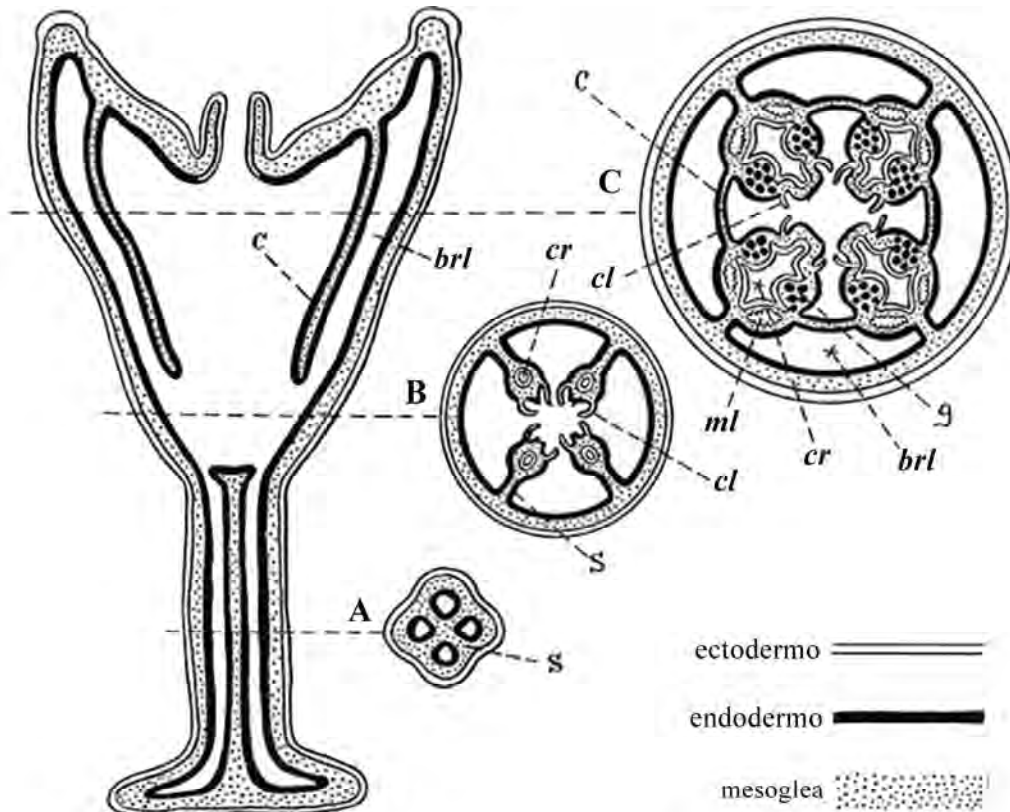


Figura 27. Sección longitudinal perradial y secciones transversales de *Craterolophus tethys* Clark, 1863 acorde Gross (1900 *fide* Mayer, 1910: fig. 33.2a).
c. claustrum; brl. bolsa radial lateral; cr. canal radial (surco embudo con núcleo longitudinal); g. gónada; cl. cirro lateral; ml. músculos longitudinales; s. septo (interradio)

La composición de la teca de las estauromedusas, difieren en menor grado que los coronados (apartado anterior), con el exoesqueleto de los conuláridos. Los escifopólipos de las estauromedusas anteriores al Ludlow suelen ser de composición orgánica, pero a partir de dicha época hay ejemplares con tecas de composición, fundamentalmente, fosfatocálcica (Bischoff, 1978), coincidiendo con los exoesqueletos de los conuláridos. Si a esto le añadimos los estudios llevados a cabo por Moore & Harrington (1956a) sobre la composición de los exoesqueletos de los especímenes ordovícicos y carboníferos, en los que la proporción de fosfato cálcico se incrementa, se puede inferir una evolución del exoesqueleto desde una composición orgánica a mineralizada.

En cuanto a la ornamentación difieren ambos grupos drásticamente, siendo en uno recta y en el otro a base de costillas transversales. Y coinciden en la reproducción y en ser sésiles uniéndose al substrato por un disco de fijación en las esturomedusas y un tallo en los conuláridos.

Las relaciones y diferencias de las estauromedusas y conuláridos se exponen en la siguiente tabla (tabla 10).

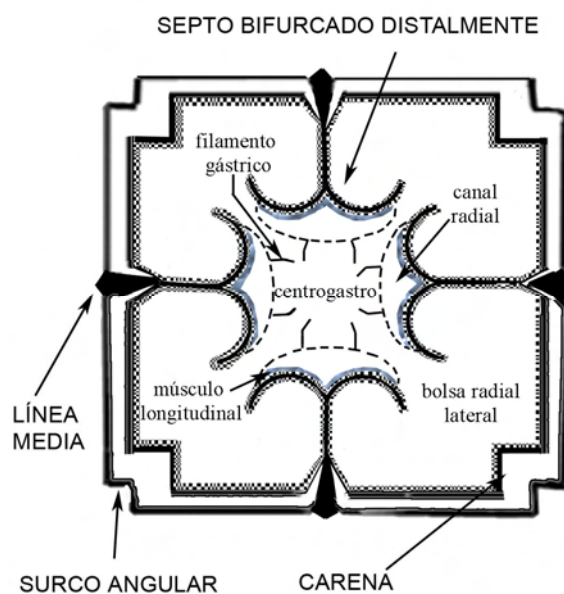


Figura 28. Reconstrucción de la sección transversal de *Eoconularia loculata* (Wiman. 1895) (basado en Jerre. 1994b)

Caracteres	Escifozoos estauromedusas	Conuláridos
Composición de la teca y el exoesqueleto	Quitinosa Fosfato cálcico a partir del Silúrico Superior	Fosfato cálcico puro principalmente, quitina, quitinofosfato, fosforita y colofonita
Crecimiento de la teca o exoesqueleto	Producido por los tejidos lindantes con la superficie interna del ectodermo	Producido por los tejidos lindantes con la superficie interna del ectodermo
Flexibilidad de la teca o exoesqueleto	Sí, al ser orgánica	Sí, con especímenes deformados y terminaciones aberturales sin articulación
Microestructura de la teca o exoesqueleto	2 capas formadas por láminas	2 capas formadas por láminas
Mecanismo de fijación	Disco de fijación	Tallo
Ornamentación de la teca o exoesqueleto	Continua y recta	Con costillas transversales discontinuas y convexas adaberturalmente, que pueden estar tuberculadas, y con líneas medias
Proyecciones en el interior de la teca / exoesqueleto	Septos	Septos
Reproducción	Estrobilización	Estrobilización
Sección transversal	Cuadrada en la 1ª etapa ontogenética Circular en el resto de las etapas	Cuadrangular
Sésil	Sí	Sí
Simetría	Tetrámera	Tetrámera Birradial

Tabla 10. Relaciones y diferencias entre escifozoos estauromedusas y conuláridos

5.3.3.3- Relaciones filogenéticas entre cnidarios y conuláridos

El primer autor que estudia las relaciones filogenéticas de los conuláridos con el método cladístico es Van Iten (1991b). Este autor propone a los conuláridos como cnidarios extintos. Relaciona la presencia de los cuatro septos gástricos de los escifozoos con los septos de los conuláridos, al mismo tiempo que analiza 20 caracteres anatómicos y del ciclo de vida de ambos grupos. Con este estudio llega a la conclusión que los escifozoos son los organismos que más se aproximan a los conuláridos, por encima de los antozoos (con septos) y los hidrozooos (sin septos).

Unos años más tarde Van Iten *et al.* (1996) estudian dos hipótesis filogenéticas que relacionan ctenóforos, *Sphenothallus* Hall, 1847, grupos de cnidarios extintos portadores de septos con conuláridos. En una de ellas se excluyen a los hidrozooos (figura 29A) y en la otra a los antozoos (figura 29B), ratificando la postura de Van Iten (1991b).

1ª Hipótesis filogenética (figura 29A):

Excluye del grupo monofilético (clado determinado por sinapomorfías) a los hidrozooos.

Los caracteres derivados son los siguientes:

1. Existencia de dos capas blastodérmicas –endodermo y ectodermo–, medusas con tentáculos con una cavidad digestiva sin septos que, sin embargo, tiene una disposición tetrámera primaria en la que se sitúan las gónadas. → Ctenóforos con conuláridos.
2. Existencia de nematocistos (estructuras exclusivas de los cnidarios), que en los organismos más primitivos tienen opérculo y cnidocilo (éste es la proyección corta y rígida que se sitúa en el extremo distal). → Ctenóforos con conuláridos.
3. En su ciclo vital tienen larva plánula, que es nadadora y ciliada con forma alargada, y carece de cavidad gastrovascular y de boca. Esta larva después de un tiempo (horas o días) de nado llega a fijarse y da origen a una colonia. → Ctenóforos con conuláridos.
4. Ciclo de vida con pólipos sésiles que tienen tentáculos circumorales. Inferido por la presencia de restos de partes blandas piritizadas en *Sphenothallus* Hall, 1874. → Ctenóforos con conuláridos.
5. Existencia de septos gástricos → Ctenóforos, antozoos con conuláridos.

6. Existencia de filamentos gástricos con nematocistos. → Ctenóforos, antozoos con conuláridos.
7. Células sexuales que se desarrollan en el endodermo. → Ctenóforos, antozoos con conuláridos.
8. Mesénquima celular (tejido conectivo embrionario que comprende la masa de tejidos embrionarios que derivan del mesodermo). → Ctenóforos, antozoos con conuláridos.
9. Existencia de cuatro septos. Deducido por la presencia de estructuras de partes blandas según la morfología de las partes duras. → Ctenóforos, antozoos, escifozoos con conuláridos.
10. Poliestrobilización o estrobilización por polidisco, por la que se forman nuevos pólipos simultáneamente (se van formando las medusas inmaduras o éfiras que se desprenden poco a poco del extremo oral). Deducido por la presencia de restos de partes blandas piritizadas en los conuláridos. → Ctenóforos, antozoos, escifozoos con conuláridos.
11. Existencia de teca de composición apatítica. → Ctenóforos, antozoos, escifozoos, *Sphenothallus* Hall, 1847 con conuláridos.
12. Existencia de tabiques apicales que pueden tener o no, una depresión o protuberancia en la zona central. → Ctenóforos, antozoos, escifozoos, *Sphenothallus* Hall, 1847 con conuláridos.

La sinapomorfía que considera la disposición tetrámera primaria, en la que se sitúan las gónadas en ctenóforos y conuláridos, se podría corroborar con las observaciones hechas por el propio Van Iten (1991b) sobre *Eoconularia amoena* Sinclair, 1944. Por una parte, asimila el carácter circular del conulárido con la campana de escifomedusas, y las zonas de contorno semitriangular dispuestas en tres o cuatro cuadrantes alrededor del elemento axial las interpretó como restos de las cuatro gónadas. En el caso de aparecer sólo en número de tres sería por la no conservación de la cuarta.

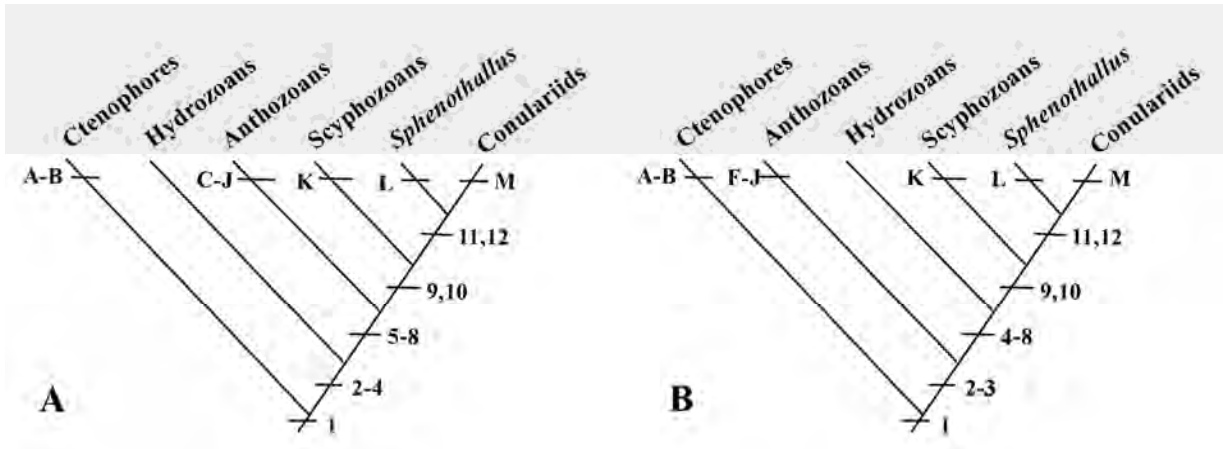


Figura 29. Cladogramas de dos hipótesis alternativas de las relaciones filogenéticas entre ctenóforos, cnidarios extintos, *Sphenothallus* Hall, 1847 y conuláridos (adaptación de Van Iten *et al.*, 1996: fig. 5). A. excluye hidrozooos; B. excluye antozoos

Y las autopomorfías (caracteres únicos) de los grupos son:

A. Larva cidípida (con cuatro hileras de cilios). B. Hileras de cilios.	Ctenóforos
C. Pérdida de medusa. D. Pérdida de opérculo en el nematocisto. E. Pérdida de nematocisto. F. Simetría hexarradial y octarradial. G. Actinofaringe (boca simple que conecta la cavidad gastrovascular con el exterior). H. Sifonoglifo (surco ciliado de la faringe). I. Nematocisto con solapas tripartitas. J. Nematocisto con conos ciliares especiales.	Antozoos
K. Ropelio (concentraciones marginales de células ganglionares, situadas en el borde de la campana de los escifozoos).	Escifozoos
L. Teca tubular apatítica con dos espesamientos longitudinales.	<i>Sphenothallus</i>
	Conuláridos

M. Teca piramidal aguda, con cuatro caras, de composición apatítica.	
--	--

2ª Hipótesis filogenética (figura 29B):

Grupo monofilético que excluye a los antozoos.

Las sinapomorfías son las siguientes:

1. Existencia de dos capas blastodérmicas –endodermo y ectodermo– y simetría radial en las formas no larvales. → Ctenóforos con conuláridos.
2. Existencia de nematocistos (estructuras punzantes que contienen los cnidocitos y se emplean para la fijación, defensa y captura de presas). → Ctenóforos con conuláridos.
3. En su ciclo vital tienen larva plánula, que es nadadora y ciliada, forma alargada, y carece de cavidad gastrovascular y de boca. Esta larva después de un tiempo (horas o días) de nado llega a fijarse y da origen a una colonia. → Ctenóforos con conuláridos.
4. Existencia de medusa. → Ctenóforos, hidrozoos con conuláridos.
5. Existencia nematocistos con opérculos. → Ctenóforos, hidrozoos con conuláridos.
6. Existencia de nematocistos con cnidocilos. → Ctenóforos, hidrozoos con conuláridos.
7. ADN mitocondrial (material genético de las mitocondrias, los orgánulos que generan energía para la célula). → Ctenóforos, hidrozoos con conuláridos.
8. Pólipo enfundado en una teca multilaminar de origen ectodérmico, con un disco basal de fijación. → Ctenóforos, hidrozoos con conuláridos.
9. Existencia de cuatro septos. Deducido por la presencia de estructuras de partes blandas según la morfología de las partes duras. → Ctenóforos, hidrozoos, escifozoos con conuláridos.
10. Poliestrobilización, por la que se forman nuevos pólipos simultáneamente (se van formando las medusas inmaduras o éfiras y se desprenden poco a poco del extremo

oral). Deducido por la presencia de restos de partes blandas piritizadas en los conuláridos. → Ctenóforos, hidrozoos, escifozoos con conuláridos.

11. Existencia de teca de composición apatítica. → Ctenóforos, hidrozoos, escifozoos, *Sphenothallus* Hall, 1847 con conuláridos.

12. Existencia de tabiques apicales que pueden tener o no, una depresión o protuberancia en la zona central. → Ctenóforos, hidrozoos, escifozoos, *Sphenothallus* Hall, 1847 con conuláridos.

Y las autopomorfías de los grupos son las mismas que se han visto en la otra hipótesis, a excepción de C, D, y E (pérdida de medusa, pérdida de opérculo en el nematocisto y pérdida de nematocisto respectivamente) de los antozoos:

A. Larva cidípida (con cuatro hileras de cilios). B. Hileras de cilios.	Ctenóforos
F. Simetría hexarradial y octarradial. G. Actinofarige (boca simple que conecta la cavidad gastrovascular con el exterior). H. Sifonoglifo (surco ciliado de la faringe). I. Nematocisto con solapas tripartitas. J. Nematocisto con conos ciliares especiales.	Antozoos (desaparición de medusa, opérculo y cnidocilo)
K. Ropelio (concentraciones marginales de células ganglionares, situadas en el borde la campana de los escifozoos).	Escifozoos
L. Teca tubular apatítica con dos espesamientos longitudinales.	<i>Sphenothallus</i>
M. Teca piramidal aguda, con cuatro caras, de composición apatítica.	Conuláridos

Por su parte, Hughes *et al.* (2000) llevan a cabo una modesta recopilación de los caracteres ya estudiados hasta la fecha, que relacionaban a escifozoos y conuláridos, y los consideran sus sinapomorfías:

1. Homología de las líneas medias de las caras de los conuláridos y los septos gástricos de los escifozoos tanto por su número, distribución, tamaño y forma de la sección transversal.

2. Homología entre el modo de secreción de las láminas que en conjunto forman el exoesqueleto de los conuláridos y el modo de secreción de los septos de los escifozoos, ectodérmicamente.
3. Reparación de los daños en la teca y exoesqueleto de modo análogo.
4. Posible estrobilización de los conuláridos en su reproducción al igual que la de los escifozoos.
5. Reproducción asexual por brotes.

El primer carácter ya se había considerado desde el primer estudio que relacionaba a ambos grupos (Kiderlen, 1937), ya que las líneas medias se corresponden internamente con los septos (ver capítulo *Morfología y terminología de los conuláridos*). El segundo, también fue apuntado por Kiderlen (1937), considerando que la teca o exoesqueleto eran originados ectodérmicamente. Posteriormente, Jerre (1994b) puntualizó que los septos de los conuláridos tenían que haber sido formados por tejido blando de forma similar a las estauromedusas. Respecto a la reparación de los daños de la teca o el exoesqueleto, las primeras observaciones las hace Van Iten (1991b), equiparando las cicatrices y asignándoles un origen en la superficie interna. La estrobilización fue deducida desde la primera mitad del siglo XX (Buchsbaum, 1948; Werner, 1967b, 1974; Werner & Hentschel, 1983; Van Iten, 1991b) con la observación del elemento axial como homólogo del que se produce en la reproducción de los escifopólipos. El último de los caracteres queda incluido en el estudio citado de McKinney *et al.* (1995). Estos autores observaron especímenes carboníferos de los Pirineos Centrales con brotes de nuevos individuos que asimilaban como consecuencia de la reproducción asexual por fisión distal, finalmente fue ratificada por Ivantsov & Fedonkin (2002).

Con todo, Hughes *et al.* (2000) subrayan que la autopomorfía de los escifozoos, la existencia de ropalio, no se puede comprobar en los conuláridos al conservarse sólo vestigios de las partes blandas. En cuanto a la estrobilización de tipo polidisco sugerida por Van Iten (1991b), citan que fue considerada por los supuestos “conuláridos” de Steul (1984) en Hunsrück Shale, por lo que queda descartado. Pero, en realidad, no tienen en cuenta que Van Iten (1991b) también la infirió en especímenes de *Eoconularia amoena* Sinclair, 1944, como se ha dicho más arriba. Y terminan afirmando que la exclusión de ambas autopomorfías no es razón suficiente para excluir a los conuláridos de los escifozoos. Asimismo, consideran que la composición del exoesqueleto (apatítica) les podría separar de los cnidarios, aunque ellos no lo consideran motivo, al tener más caracteres en común (estructura y coincidencia estratigráfica) que excluyentes, por lo que creen que es la alternativa más “viable”. Sin embargo, respecto a la composición, no tienen en cuenta que hay escifopólipos de estauromedusas posteriores al Ludlow con la misma composición. Por lo que se puede concluir, que los conuláridos son escifozoos. Seguramente, futuros hallazgos de especímenes con impresiones de partes blandas ratificarían esta postura.

Posteriormente, Van Iten *et al.* (2006b) vuelven a reafirmarse, en otro estudio cladístico con el Subfilo Medusozoa Petersen, 1979, en una mayor afinidad con los escifozoos, y dentro de éstos con los coronados. Para ello, estudiaron 87 caracteres que habían sido definidos previamente por Marques & Collins (2004) para los cnidarios, de los que solamente seis son observables en los conuláridos. Estos caracteres fueron analizados con el programa PAUP 4.0,

obteniendo representación gráfica en la que los conuláridos forman un clado junto a los coronados, rhizostomados y semaeostomeados, siendo grupo hermano de los coronados, con lo que terminan escribiendo en sus conclusiones: *"It is tempting to claim that the phylogenetic affinities of conulariids should no longer be considered problematical"* (Es tentador pretender que las afinidades filogenéticas de los conuláridos no deberían ser consideradas problemáticas por más tiempo).

5.3.3.4- Recapitulación de la comparación entre escifozoos y conuláridos

En líneas generales escifozoos y conuláridos han coincidido cronológicamente hasta la desaparición de estos últimos. Además, en lo que a caracteres compartidos se refiere, concuerdan en el crecimiento, flexibilidad y microestructura de la teca y exoesqueleto, en la reproducción por estrobilización (fisión transversa del extremo oral del escifistoma), en los septos, simetría tetrámera y en ser organismos sésiles. Pero, difieren en la composición de la teca y exoesqueleto, la sección transversal de las etapas ontogenéticas maduras, en la ornamentación y en el mecanismo de fijación.

En el caso de la composición, sí que difieren, pero el origen de la teca y exoesqueleto es ectodérmico al igual que el de los septos en ambos grupos. Aparte, coinciden en la composición en los estatolitos (corpúsculo con función hidrostática) segregados por los escifozoos actuales, que contienen tanto sulfato cálcico como fosfato cálcico (Moore & Harrington, 1956a). Puede que la biomineralización no sea la principal prioridad en las consideraciones taxonómicas, ya que muchos organismos depositan diferentes minerales simultáneamente en su cuerpo, y otros pueden cambiarla en su evolución influida por la dieta o parámetros geoquímicos del medio y temperatura (Lowenstam & Weiner, 1989; Ivantsov & Fedonkin, 2002), pudiendo significar una divergencia desde un ancestro común (Van Iten, 1991b).

En el caso de los septos mineralizados se podría explicar como una adaptación a los medios de alta energía, como los septos bifurcados distalmente, pudiendo haber existido estructuras similares no mineralizadas en algunos conuláridos, con lo que coincidirían con los escifozoos (Jerre, 1994a).

Teniendo en cuenta que en la composición del exoesqueleto de los conuláridos hay colofonita (peso específico de 3,15 a 3,20 N/m³) y su pequeño tamaño, nos indica que no podrían haber sido neotónicos; y en el caso de los individuos de mayor tamaño (20 cm de longitud) no podrían haber flotado a menos que estuviesen compuestos en su mayor parte de lípidos (Babcock, 1991b). Si a esto se añade su forma piramidal invertida, inestable hidrodinámicamente, nos ratifica que los conuláridos son sésiles, coincidiendo con los escifopólipos de coronados y escifomedusas. Respecto al tabique apical de estas formas, se podría explicar como consecuencia de la reabsorción de la región apical debido a la fracturación (Van Iten, 1991b).

Otro carácter que apoya esta afinidad es el hecho de encontrar grupos de conuláridos monoespecíficos que guardan una forma radial (Slater, 1907; Babcock & Feldmann, 1986b; Babcock *et al.*, 1987b; Van Iten *et al.*, 1996; Hughes *et al.*, 2000; Rodrigues *et al.*, 2003b; Sabbatini & Hlebszevitsch, 2004), apuntando cada uno de los especímenes hacia un centro común (figura 30), al igual que lo hacen las colonias de escifozoos (Van Iten, 1991b).

También se puede considerar como carácter a favor de esta hipótesis, la simbiosis con otros organismos de su mismo grupo u otro, en escifozoos y conuláridos. Así, Finks (1960) citó una esponja calcárea viviendo en simbiosis con dos individuos de *Paraconularia leonardensis* (Finks, 1955) que se hundían perpendicularmente en la superficie externa de la esponja, lo que ratifica esta hipótesis. Por otra parte Sinclair (1948a) cita arrecifes de conuláridos como los del Chazy Group del norte de Montreal o los del Silúrico de Gotland.

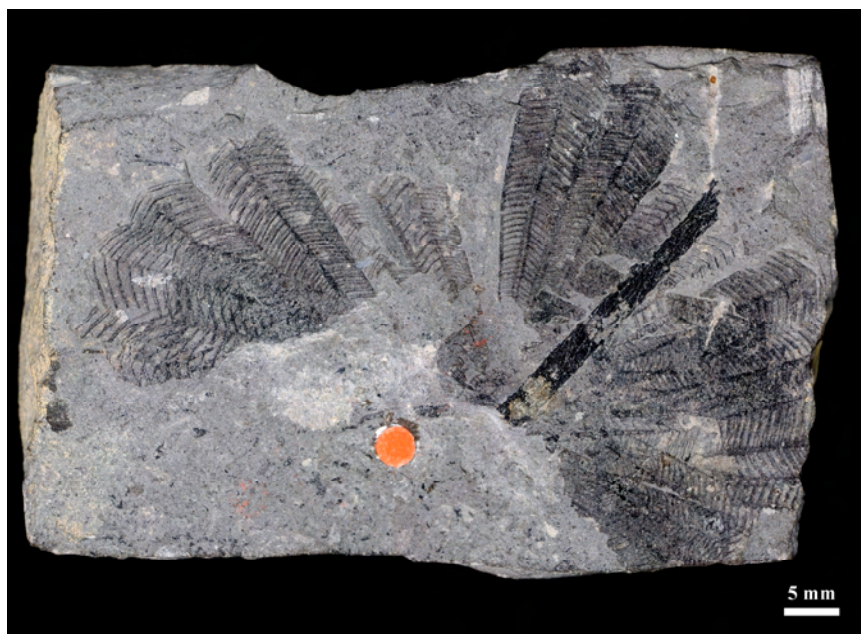


Figura 30. Especímenes de *Paraconularia tenuis* (Slater, 1907), de la Calciferous Sandstone de Escocia, con una disposición radial (G 17664 del NHM)

Uno de los autores que rechazó esta afinidad y que fue seguido por otros como Serpagli (1969), fue Kozłowski (1968). Pero este último autor se basó, entre otros caracteres, en que el esqueleto de los “conuláridos” se secretaba internamente y la teca de los coronados externamente. En realidad, los especímenes estudiados por Kozłowski (1968) nada tienen que ver con la morfología general de los conuláridos (figura 31), siendo organismos de esqueleto interno. La condición del esqueleto nos da la existencia de tubérculos perforados por los canales centrales, tanto interna como externamente, que corresponden a órganos externos (probablemente de los sentidos). A diferencia, los canales en los tubérculos de los verdaderos conuláridos sólo comunican externa (los de menor tamaño) o internamente (los de mayor tamaño) (Bischoff, 1978).

Más tarde, Babcock (1991b) contradice también la hipótesis de afinidad entre escifozoos y conuláridos, pero esta vez basándose en estudios previos que fueron llevados a cabo en organismos ahora separados de los conuláridos (*Conchopeltis* Walcott, 1876; *Sphenothallus* Hall, 1847; circoconuláridos; y las “conularias” de Kozłowski (1968)), y considera poco fundamentada la homología que relaciona los septos bifurcados distalmente de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) y los septos de las estauromedusas. Este autor considera que los septos del conulárido serían secretados por el tejido tipo “manto” que supuestamente tendrían los conuláridos en su cavidad interna, y en el caso de las estauromedusas estarían formados por tejido ectodérmico, que, en realidad, es el mismo tejido que forma los septos de los conuláridos (Jerre, 1994b).



Figura 31. “*Conularia* sp.” Nº 11 del Darriwiliense
(?) de Polonia (Kozłowski, 1968: fig. 19)

Si hay un carácter que haya que resaltar, que relacione a los escifozoos y a los conuláridos, y que sea irrefutable, es la simetría tetrarradial, a lo que se puede sumar que sean organismos sésiles.

Realmente, los que se oponen a la teoría que relaciona a los escifozoos con los conuláridos, se apoyan únicamente en las diferencias entre ambos grupos, haciendo un estudio destructivo y no constructivo de las afinidades filogenéticas. Se basan en la ausencia de ciertos caracteres o en la arbitrariedad de las diferencias que tienen el grupo objeto de estudio con otros grupos de organismos, incluyéndolos en un filo extinto (Babcock, 1991b; Yochelson, 1991). Pero, para llegar a esa situación los pasos a seguir serían: (1) observar que no haya caracteres compartidos entre los conuláridos y cualquier otro grupo, con lo que no tendría que haber hipótesis filogenéticas (cosa que no ocurre); (2) que haya demasiadas teorías filogenéticas, con una multicotomía sin solución (sólo hay dos teorías en vigencia y ambas relacionan a los conuláridos con los cnidarios); y (3) que compartan similitudes con taxones que no fuesen cnidarios y se pudiesen implicar en una hipótesis más congruente que las que las relacionan con los mismos (habría una hipótesis más afín que no existe).

5.3.4- Cordados

Termier & Termier (1949, 1953) fueron los primeros autores en agrupar a los conuláridos con los deuteróstomos estomocordados, anteriormente incluidos en los cordados, concretamente dentro de la clase de los pterobranquios (figura 32). Se basaron en la división interna en cámaras, gracias a tabiques apicales, y los supuestos tejidos fuselares. Teoría que fue seguida por Meléndez (1950).

Los pterobranquios se caracterizan por ser organismos marinos de aguas profundas, sésiles, mayoritariamente coloniales, que viven en tubos (quitinosos o calcificados) que ellos mismos segregan, y su reproducción puede ser sexual o asexual (en algunos por gemación, formando la colonia). Su cuerpo está dividido en tres regiones: escudo oral (encargado de segregar la proteína que forma la estructura de la colonia), collar (con cinco pares de brazos) y tronco. Morfología que dista de los conuláridos que tienen un exoesqueleto fosfático y un cuerpo con elemento axial y masas globulares (figura 10, tabla 11).

Meléndez (1950) los considera estomocordados pterobranquios como alternativa a las otras teorías imperantes: gasterópodos y cnidarios. En el primer caso reconoce que las diferencias son tales que no cabe otra posibilidad que abandonar tal teoría. Respecto a los cnidarios cita las diferencias con las hidromedusas, como son la composición química del exoesqueleto, crecimiento con costillas que alternan en su aparición, posición de la cámara inicial que es opuesta a la del individuo adulto, con lo que afirma *“hay grandes posibilidades de que perteneciesen a los Deuterostomos”*. Pero no cita en ningún momento las diferencias con los escifozoos a los que omite.

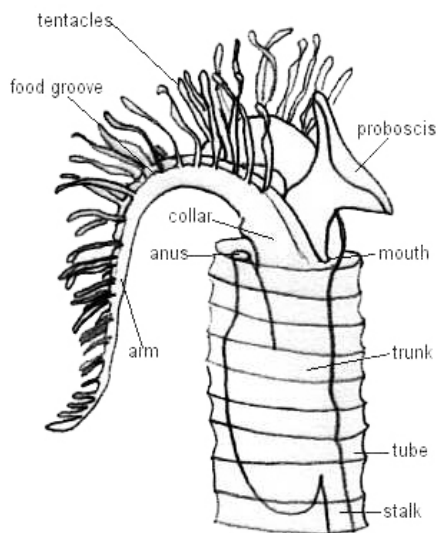


Figura 32. Morfología de un pterobranquio
(www.bumblebee.org)

Caracteres	Pterobranquios	Conuláridos
Aislados o no	Normalmente en colonias	Normalmente aislados
Composición del tubo / exoesqueleto	Quitinoso o calcáreo	Fosfato cálcico fundamentalmente
Exoesqueleto	No tienen Habitan en un tubo	Tienen exoesqueleto
Reproducción	Asexual (algunos por gemación) Sexual	Asexual (por estrobilización)
Sésil	Sí	Sí

Tabla 11. Relaciones y diferencias entre pterobranquios y conuláridos

Años más tarde, Steul (1984) relaciona a los conuláridos con los cordados, basándose en la simetría bilateral interna, la composición fosfática del esqueleto, y por un supuesto esqueleto axial segmentado, además de adjudicar a dos formas circulares la función de órganos fotosensitivos.

Steul (1984) observa a rayos X las partes blandas piritizadas de “conuláridos” del Devónico Inferior de Hunsrück (Alemania). Observa en cuatro ejemplares, cúmulos alargados que coinciden con el eje longitudinal, que denomina “elemento axial”. El “elemento axial” lo interpreta como una estructura de apoyo que se sitúa en la zona central del espécimen y que tiene componentes análogos a los músculos vertebrales y notocorda de los vertebrados. Para ello se basa en que sólo encuentra esta parte central fosfatizada y la asimila con los huesos de vertebrados que tienen una mineralización fosfática. Al mismo tiempo compara el “elemento axial” con restos blandos piritizados de otros fósiles en la misma zona, e interpreta a las dos extensiones laterales de este “elemento axial” en la parte oral con los ojos.

Diez años más tarde, Hergarten (1994) revisó las fotografías de Steul (1984) y reconoció no haber visto ninguna estructura que relacionase a los conuláridos con los cordados. Intentó localizar los especímenes en los que se había basado Steul (1984), y comprobó que, desafortunadamente, los ejemplares no eran accesibles, al ser de colecciones privadas o no encontrarse en las colecciones públicas donde se suponía que estaban. En esta búsqueda de los ejemplares, Christoph Bartels le comunica oralmente a Bernd Hergarten (*fide* Hergarten, 1994) y publica posteriormente (Bartels *et al*, 1998) que uno de los especímenes principales evidentes para la “Teoría de los cordados” de Steul está en el colegio de Bundenbach, en Hunsrück (Alemania). Este espécimen tiene superpuesto a un nautiloideo ortocono, con lo que la supuesta “corda” es el sifón del cefalópodo. El resto de los especímenes fotografiados por Steul (1984) con la misma estructura, se deben a la diferente absorción de rayos X por diferentes individuos superpuestos, por lo que las estructuras de los ejemplares llegan a simular la “corda”. Por otra parte, Steul (1984) también muestra ejemplares de conuláridos inequívocamente bien preservados que, sin embargo, “no contienen los elementos esenciales de la teoría de los cordados” (Hergarten, 1994). Por lo tanto la base para incluirlos con los cordados es nula al estar basada sobre ejemplares de nautilidos ortocónicos y no son congruentes con el resto de estructuras que se observan en los conuláridos.

5.3.5- Filo independiente

Los precursores en considerar que formaban un filo independiente extinto fueron Richter & Richter (1930), seguidos más tarde por otros autores como Kozlowski (1968). Consideraron que los conuláridos no guardan relación alguna con ningún otro organismo fósil o vivo. En 1986, Babcock & Feldmann erigieron el filo Conulariida, basándose fundamentalmente en (1) la simetría “bilateral” de los conuláridos. Posteriormente, Babcock (1991b) definió este filo y consideró también que eran (2) organismos de exoesqueleto fosfático, (3) forma piramidal aguda, (4) reforzaban el exoesqueleto con parejas de barras (“rods”) que se encuentran en la línea media de las caras, (5) tenían invaginaciones en las aristas y (6) tallo para su fijación.

Repasemos estos caracteres:

1. Los conuláridos no sólo tienen simetría bilateral en algunos taxones, sino que también tienen simetría terameral que es el carácter que más refuerza su afinidad con los escifozoos. Por otra parte, también hay cnidarios con simetría bilateral (Jerre, 1994b). Acorde al análisis de grupo que llevó a cabo Babcock (1991b) separando formas tradicionales de “conuláridos” (como las “conularias” descritas por Kozlowski, 1968) con los del propio grupo natural llegó a definir formas tetrarradiales como birradiales (*Archaeoconularia* Bouček, 1939, *Eoconularia* Sinclair, 1944) (figura 33).
2. Respecto a la composición de la teca, se ha constatado que hay especies de *Byronia* Matthew, 1899 entre el Ludlow-Prídoli y Devónico Inferior que están compuestas principalmente de fosfato cálcico (Bischoff, 1978). Por otra parte, hay organismos monofiléticos en el reino animal, como los aglápidos que tienen exoesqueletos fosfato cálcicos o carbonato cálcicos (Hughes *et al.*, 2000).
3. La forma piramidal, sí que parece exclusiva de este grupo de fósiles.
4. Las *barras* o costillas transversales son consideradas como estructuras “incrustadas en el tegumento y anatómicamente separadas de éste”. Pero, estas costillas transversales guardan la misma laminación que se puede observar en el resto del exoesqueleto. Tan sólo hay un engrosamiento de la misma en las costillas, como pudo observar Van Iken (1991b) en el estudio de la microestructura en el conjunto del exoesqueleto, bajo microscopio electrónico de barrido (también conocido como Scanning o SEM [Scanning Electron Microscopy]). Sin embargo, Babcock & Feldmann (1986a, 1986c) estudiaron las costillas transversales desprendidas, sueltas en el sedimento, atribuyéndoles la destrucción del tegumento que les unía. Estos mismos autores mostraron las láminas del exoesqueleto en fotografías bajo SEM, revelando que no serían unidades independientes como afirmaría más tarde Babcock (1991b).

5. En cuanto a las *invaginaciones* de las aristas también aparecen en géneros que Babcock (1991b) excluyó de los conuláridos (*Conularina* Sinclair, 1942) y en coronados (Van Iten *et al.*, 2000).
6. Y finalmente el tallo también aparece en escifopólipos de estauromedusas.

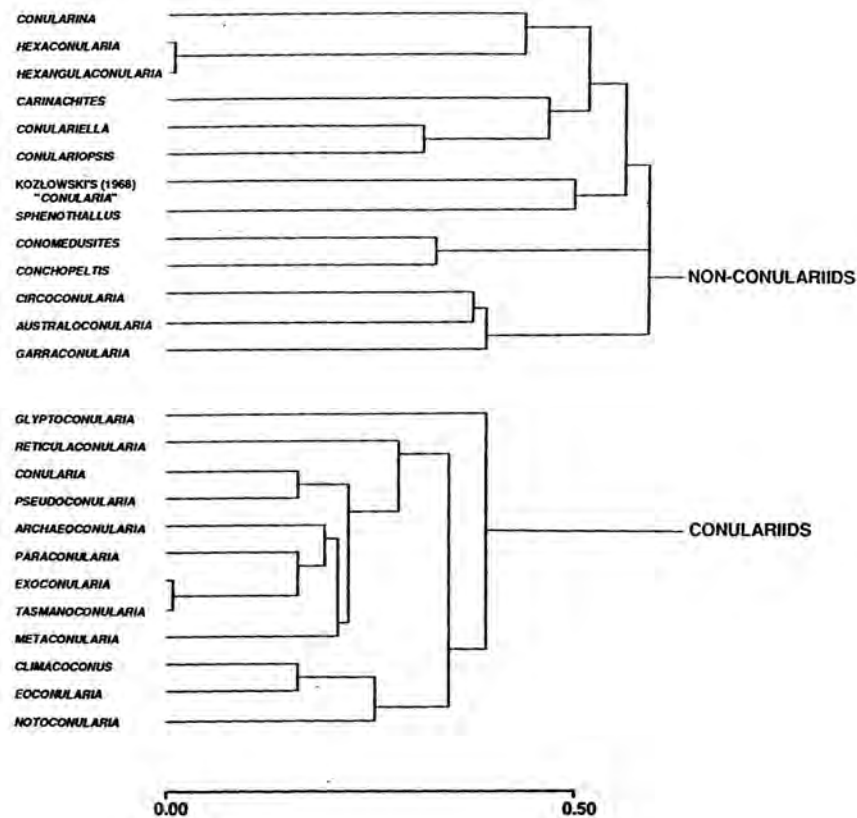


Figura 33. Dendrograma de Babcock (1991b: fig.3). Refleja los análisis de grupo de 25 géneros (distancia métrica euclídea)

Por lo tanto, el único carácter de los citados por Babcock (1991b), que les diferencie de los cnidarios es la forma piramidal aguda, razón no suficiente para separarlos en un filo independiente.

Otro autor que los incluye en un filo independiente es McMenamin (1987), pero en dicho clado agrupó a organismos frondosos (fauna de Ediacara), basándose en las similitudes de algunos de los mismos con los conuláridos, con lo que concluyó que eran consecuencia de la fusión de dos o más organismos frondosos durante el Cámbrico, acorde al supuesto “disco de fijación” (ver apartado de *Discusion de algunos elementos morfológicos*) y la simetría radial. Pero realmente hay diferencias estructurales que les alejan de los conuláridos (Babcock, 1991b), pudiendo estar relacionados con una rama filética común desde la que se diferenciaron o ellos mismos son el estado primitivo.

En consecuencia, ante las características equiparables que tienen los conuláridos y los escifozoos, sus homologías, y ante la ausencia de una hipótesis alternativa más congruente, consideramos a los conuláridos como escifozoos (figura 34).



Figura 34. Reconstrucción de un conulárido, acorde con su afinidad con los escifopólipos, con tentáculos en múltiplos de cuatro. Modificado de Kiderlen (1937: fig. 46), en el que se ha incluido el tallo por el que se fijaban al sustrato

5.4- Modo de vida de los conuláridos

El hecho de aparecer fosilizados en distintas litologías y en distintos medios de deposición puede indicar una condición planctónica o pseudoplanctónica. Pero, lo que es indudable es que fueron bentónicos durante, al menos, una parte de su ciclo vital, fijándose al substrato gracias a su tallo. Van Iken *et al.* (1996) recopilan las dos hipótesis. En el caso de considerar a los conuláridos como organismos bentónicos sésiles, lo justifican con los grupos de individuos con disposición radial que se encuentran fijos al substrato, que con el transporte se podrían encontrar fragmentados en zonas distales, todo avalado por análisis estadísticos de chi-cuadrado. Respecto a considerarlos planctónicos, se explicaría por su amplia distribución geográfica y la gran variabilidad de facies en las que aparece. Esta hipótesis se basa en un grupo monoespecífico de ejemplares de *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883) de la Borden Formation del Mississipiense de Crawfordsville (Indiana) (Babcock & Feldmann, 1986c: fig. 4C) que parece que están unidos a posibles restos botánicos planctónicos, con lo que los conuláridos se considerarían pseudoplanctónicos.

Hay algunos autores como Richter & Richter (1930), Kiderlen (1937), Bouček (1939) y Moore & Harrington (1956a) que suponen el estado adulto de los conuláridos como un modo de vida libre. Estos autores supusieron una condición nectónica para estos organismos, con una capacidad natatoria análoga a las medusas actuales, que gracias a la propulsión de los músculos longitudinales podrían mover las terminaciones aberturales a fin de poder nadar. Por su parte, Meléndez (1950: p. 188) les supone una condición planctónica, en la que el tabique apical “*separaba al individuo adulto de su parte basal, quedando libre*”. Años más tarde, Brood (1979) considera que el exoesqueleto no es hidrodinámicamente apropiado para un modo de vida pelágico activo y se apoya en las evidencias que los consideran bentónicos, como los grupos radiales estudiados por Slater (1907). Por otra parte, este autor sugiere que las reconstrucciones que se han llevado a cabo teniendo en cuenta que los conuláridos fueron cnidarios, con tentáculos, está lejos de ser cierto y que lo más probable es que se alimentasen filtrando el agua que entraría por la abertura y llegaría a un aparato que se situaría en la cavidad interna y tendría una función similar al lofóforo. Posteriormente, el estudio de Hardland & Pickerill (1987) sobre un ejemplar de *Conularia trentonensis* Hall, 1847 del Trenton Group (Ordovícico) de Quebec confirma la condición bentónica. Este espécimen tiene una disposición oblicua al sedimento, difícil para organismos pelágicos que adoptarían más una posición horizontal en medios de baja energía que son en los que se ha encontrado.

Kiderlen (1937) reflexionó sobre los hallazgos de medusas coetáneas con los conuláridos. Así, si los pólipos dan lugar a medusas, tendrían que aparecer medusas con morfología similar a la de los conuláridos, con los cuatro septos, que corroborasen el modo de vida pelágico de los conuláridos una vez que no estuvieran fijos al substrato. Pero, lo cierto es que no se han encontrado, a lo que Kiderlen (1937) relacionó con el problema de fosilización de las medusas, difíciles de encontrar hasta sus impresiones. Por otra parte, este autor proporcionó una nueva hipótesis: habría conuláridos bentónicos y otros pelágicos. Así, en el caso de *Archaeoconularia*

fecunda (Barrande, 1867), habría sido únicamente bentónico debido a la solidez y el elevado peso específico del exoesqueleto y especialmente al de la región apical. Su exoesqueleto sería tan pesado que no podría haber llevado un modo de vida nectónico, aunque sí podría haber reptado, de modo análogo a como lo hacen las estauromedusas lucernarias, que en el caso de los conuláridos se ayudarían con los tentáculos y terminaciones aberturales. En el caso de *Metaconularia consobrina* (Barrande, 1867), Kiderlen (1937) asimiló un modo de vida pelágico, argumentándolo con el poco espesor del exoesqueleto, su gran ángulo apical, la existencia de tabique apical y por ser encontrado fundamentalmente en facies de aguas someras de las cuarcitas de Drabov. Este mismo autor llegó a imaginar que los conuláridos nadarían gracias a la musculatura septal y la retracción de las terminaciones aberturales, que desplazarían el agua de modo análogo como lo hacen las medusas, que contraen sus músculos para expulsar el agua desde el área de la subumbrela, con lo que reciben el empuje en dirección contraria al desplazamiento. Este autor es, sin lugar a dudas, referencia en el estudio de su modo de vida. Ha sido el que más hipótesis ha dado, al mismo tiempo que novedosas. El único problema que tuvo es la falta de hallazgos como los que han aparecido en lo que va de siglo, que día a día afianzan la hipótesis de su condición bentónica.

Los estudios tafonómicos y estratigráficos de Simões *et al.* (2000) y Rodrigues *et al.* (2003b) documentan la condición bentónica. Los conuláridos son encontrados con una disposición vertical, con la abertura en la parte superior, indicando autoctonía y un modo de vida epifaunal bentónico. Más reciente es el estudio de Sabbatini & Hlebszevitsch (2005) sobre un conulárido fijo a un crinoideo del Pérmico de la Cuenca Tepuel-Genoa (Argentina), que vuelve a ratificar que fueron organismos bentónicos.

Realmente, los autores que consideran a los conuláridos pelágicos, se basan en analogías con las actuales medusas, pero no se puede obviar que se han encontrado individuos en diferentes etapas de su ciclo de vida (figura 35) que infieren un modo de vida bentónico. Así, los dos individuos de conuláridos, uno adulto y otro juvenil rodeados por briozoos, del *Cincinnati Museum Center* (University of Cincinnati), corroboran la condición bentónica, ya que los briozoos recubren por igual a las cuatro caras de cada ejemplar, indicando que se llevó a cabo en vida de los individuos. A lo mejor esta pieza es clave en la aseveración del modo de vida bentónico para cualquier individuo, juvenil o adulto.

Por otra parte, si se tiene en cuenta la hipótesis de Kiderlen (1937) de que podrían existir individuos pelágicos y otros nectónicos no tendría razón de ser el haberse encontrado individuos de la misma especie con ápice y tabique apical (figura 4) ya que, acorde a sus estudios, el tener tabique apical inferiría un modo de vida pelágico.

Por su parte, Van Iken *et al.* (1996) hacen un estudio de la distribución de los conuláridos y organismos coetáneos del Elgin Member (Ordovícico Superior) del NE de Iowa y SE de Minnesota y observan que su distribución es dependiente de las facies. Encuentran conuláridos asociados a rocas sedimentarias sin apenas equinodermos y braquiópodos articulados (éstos necesitan aguas oxigenadas y se encuentran en estratos de facies laterales someras) con lo que les infieren afinidad por medios disaeróbicos.

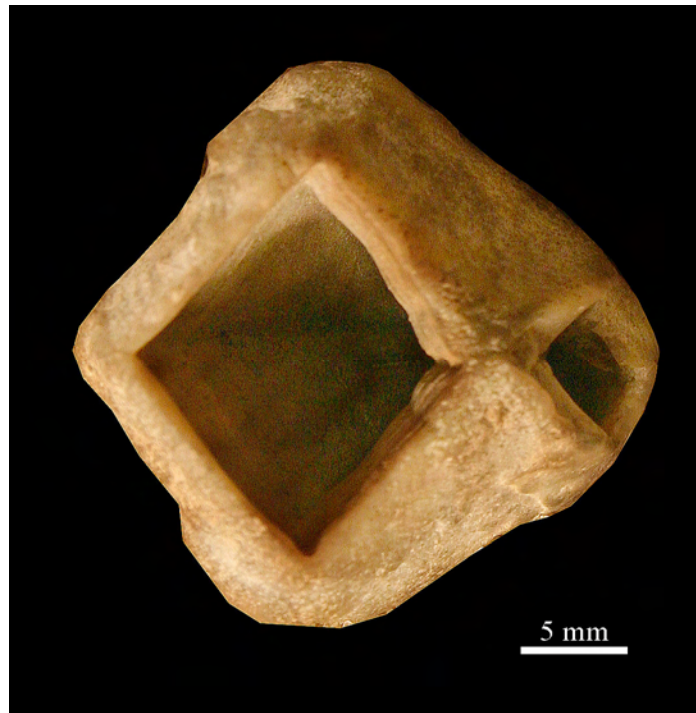


Figura 35. Vista superior de dos moldes externos de conuláridos rodeados por briozoos, del *Cincinnati Museum Center* (University of Cincinnati) (sin distribución estratigráfica, ni geográfica, y sin sigla)

Estos organismos suelen aparecer solitarios, a excepción de algunos grupos (figura 30) que se han citado en el registro fósil paleozoico de Norteamérica, Sudamérica y Europa. Estos grupos suelen ser mayoritariamente monoespecíficos, con disposición radial de sus individuos, apuntando sus ápices hacia un centro común. También se han encontrado grupos monoespecíficos con los individuos paralelos (Babcock & Feldmann, 1986c; Van Iten *et al.*, 1996; Hughes *et al.*, 2000); y asociaciones con individuos de otros *phyla* como equinodermos (Barrande, 1867), briozoos (Bouček, 1928) (figura 35), moluscos (Babcock & Feldmann, 1986c) o esponjas (Finks, 1960).

Los grupos, tanto monoespecíficos como de varias especies, han sido interpretados por Babcock *et al.* (1987b) como asociaciones de individuos gregarios en alguna fase adulta del ciclo de su vida. El grupo más numeroso de los citados en la bibliografía es uno monoespecífico con disposición radial, de la Borden Formation del Mississippense de Crawfordsville (Indiana), formado por 22 individuos de *Paraconularia chesterensis* (Worthen, 1883) (Babcock & Feldmann, 1986c).

Muchos autores han relacionado a la existencia de grupos, la reproducción asexual (Slater, 1907). Dentro de este tipo, algunos autores se han decantado por la gemación y otros por la fisión distal de tipo estrobilización. Kiderlen (1937: p. 162) es el pionero en considerar la

reproducción asexual por estrobilización, a pesar de no haber tenido ninguna evidencia fósil para tal afirmación; y posteriormente, Termier & Termier (1949) y Meléndez (1950) consideraron la gemación. Como se ha podido verificar, por comparación entre escifozoos y conuláridos, el tipo de reproducción de estos últimos es la estrobilización (Buchsbaum, 1948; Werner, 1967b, 1974; Werner & Hentschel, 1983; Van Iten, 1991b; Ivantson & Fedonkin, 2002).

Por tanto, los conuláridos fueron organismos bentónicos sésiles, pudiendo ser gregarios o no y se reprodujeron por estrobilización. Al tener una afinidad clara con los escifozoos, su aspecto (figura 34) sería similar a los pólipos, con tentáculos que rodearían la región oral y un tallo del que se servirían para afianzarse al substrato. Respecto a la nutrición, todavía no ha habido evidencias que dejen entrever si fue de tipo filtrador suspensívoro como le atribuyen algunos autores (Brood, 1979; Hardland & Pickerill, 1987) o carnívoro por analogía con los escifozoos (Moore & Harrington, 1956a).



6 - Historia de la investigación de los conuláridos

6- Historia de la investigación sobre conuláridos

La primera referencia bibliográfica de estos organismos nos sitúa a finales del siglo XVIII cuando el Reverendo David Ure (1793: pl. 20: fig. 7) figuró, sin nombrar, a un conulárido del Carbonífero escocés. Desde entonces se tiene constancia de 2231 referencias bibliográficas de todo tipo, desde puramente descriptivas, a afinidades biológicas, filogenéticas, tafonómicas o estratigráficas.

Durante el siglo XIX, sobre todo en la primera mitad, el estudio se centra fundamentalmente en la descripción de taxones. Así, Kurt Osswald publica la obra pionera sobre conuláridos en 1818, a la que sigue una serie sobre “las conchas de Gran Bretaña” (*The Mineral Conchology of Great Britain*) de James Sowerby (1814-1845), en la que en uno de sus tratados, en 1821, se describe por primera vez el taxón *Conularia* atribuyéndole el nombre a Mr. Miller, “of Bristol” [sic], (algunas veces escrito Muller, como se ha observado en algunas referencias posteriores (figura 36) y con fecha 1820 o 1821). En este mismo tratado se describe la especie tipo *C. quadrisulcata* Sowerby, 1821. Desde esta fecha, empiezan a proliferar las obras y autores que se dedican a estudiar a los conuláridos considerándolos individuos exóticos, que cuando conservan la capa más externa del exoesqueleto, tienen una belleza extraordinaria. Estos libros, no sólo tratan descriptivamente al grupo, sino que empiezan los primeros estudios de afinidades biológicas en los que se les agrupan con los cefalópodos tan sólo fijándose en la apariencia externa. Así, Sowerby (1821) se refiere a los conuláridos, basándose en las observaciones de Mr. Miller (*in* Sowerby, 1821) como “fósiles parecidos a *Orthocera*”.

8. CONULARIA.

Shell quadrangular, with a longitudinal groove at each angle; sides regularly transversely striated. Fossil.

***Conularia*, Muller, in Sow. Mon. Conch. iii. t. 108, 1818, 1821, t. 260; Brown, Leth. 97, 1837; Blainv. D. S. N. xxxii. 193, 1824; Malac. 377, 622; Flem. B. A. 240, 1828; Sow. Man. ed. 2, 119; D'Archiac & De Verneuil, Trans. Geol. Soc. vi. 325, 1842; D'Orb. Bull. Geol. France, xiv. 563; Austin, Ann. and Mag. N. H. x' 407, 1845; Leon. & Bronn, Jahrb. 1843, 639.**

Figura 36. Referencia de Gray (1849: p. 20) sobre el género *Conularia* Muller (no Miller)

El primer avance importante es llevado a cabo por Guido Sandberger (1847) que resume las especies hasta esa fecha e intenta formular criterios para la distinción específica, aportación que será utilizada por autores posteriores como Holm (1893), Slater (1907) y un largo etcétera.

En 1849 verá la luz el catálogo de moluscos de John Edward Gray, en el cual se inventarian los conuláridos del NHM, un total de 14 verdaderos conuláridos. Más tarde, Marie Rouault describe los conuláridos del Macizo Armoricano en 1851, siendo la primera mujer en la historia que estudia este grupo, y a la que seguirán bastantes más, sobre todo en los últimos ocho

años. Seguidamente, Fielding Bradford Meek y Amos Henry Worthen (1865) por una parte ; y Samuel Almond Miller y William Frank Eugene Gurley (1896), por otra, describen nuevos especímenes norteamericanos. Entre medias de ambas fechas, en Europa, John William Salter (1866) publica su obra sobre los fósiles del N de Gales, recogiendo también nuevas especies de conuláridos.

Es de destacar la labor recopilatoria de Joachim Barrande (1867) (figura 37) con los conuláridos de Bohemia, en la que primeramente repasa la historia de su estudio año tras año con las publicaciones y especies hasta la fecha de todos los conuláridos, para posteriormente, estudiar su morfología en detalle y terminar por describir, sin criterio de agrupación, las 27 especies de Bohemia. Tratado que actualmente es de obligada referencia para los taxones a los que cita. Este naturalista francés afincado en la República Checa, estuvo trabajando en la extensión de la vía férrea, que nunca concluyó, de Praga a Pilsen en 1833, en la que se descubrieron multitud de fósiles invertebrados que llamaron su atención y que fueron la base de una gran colección que fundamentalmente legó al *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga). Asimismo, estos invertebrados fueron la base de su obra recopilatoria en los siguientes 44 años, con más de 6.000 páginas. Obra que ha sido reconocida como el mayor trabajo científico escrito por una única persona. Los conuláridos fueron descritos en 1867, 34 años después del comienzo de la construcción de la vía férrea.

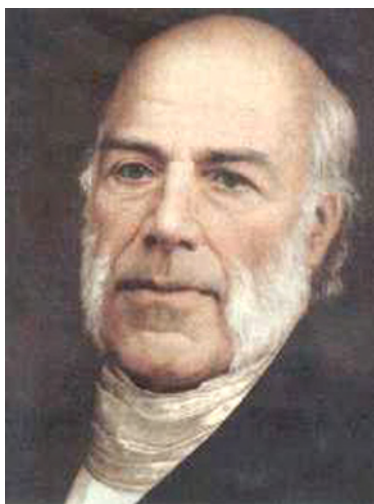


Figura 37. El paleontólogo francés Joachim Barrande (1799 - 1883) (<http://en.wikipedia.org>)

Otras contribuciones de este tipo, recopilatorias y descriptivas, pero más modestas, son las de Jacques Amand Eudes Deslongchamps (1825) y Gaston de Tromelin y su colega Paul Lebesconte (1876a) sobre los especímenes armoricanos; Laurent Guillaume de Koninck (1842-1844a, b) con las especies de Bélgica; James Hall (1847-1879) con los ejemplares del estado de Nueva York; Frederick McCoy (1855) con los conuláridos británicos; Jonas Gustaf Oskar Linnarsson (1869) y Carl Wiman (1894-1908) con los ejemplares suecos; y Robert M. Johnston (1887-1888) con los de Tasmania.

La primera referencia como indicadores estratigráficos la tenemos en la obra de Henry Hicks sobre el Ordovícico galés en 1875; a las que seguirán las de los españoles Lucas Mallada y Jesús Buitrago en 1878 en la Ibérica; Gaston de Tromelin y Paul Lebesconte (1876b, c), Henri Hermite (1878) y Charles Barrois (1891) en el Ordovícico francés; y J. F. Nery Delgado (1897, 1908) en el Ordovícico portugués.

El primer ensayo de subdivisión del grupo lo hace Gustaf Lindström en 1884, en tres grupos que contienen cinco especies dentro del único género conocido hasta entonces: *Conularia* Miller in Sowerby, 1821. Más tarde, es otro sueco, Gerhard Holm (1893), el que lleva un intento de “agrupación natural”, que nada tiene que ver con el actual, siguiendo criterios que le permitan distinguir especies, además de citar a todas las especies conocidas hasta el momento, separándolas por países y períodos, y recopila todas las referencias bibliográficas de las especies suecas. Un año antes, en 1892, Arnold Ulrich había introducido los caracteres de la forma de la sección transversal y el tipo de abertura para la clasificación en los especímenes de Bolivia.

Ya desde 1896 a 1898, Rudolf Ruedemann publicó sobre la paleoecología de los “conuláridos”, suponiéndoles sésiles. Estudio que fue rechazado al haberse realizado sobre especímenes de otro cnidario no conulárido, *Sphenothallus* Hall, 1847 (Van Iten, 1994).

En la primera mitad del siglo XX destacan cinco obras: Slater (1907), Bouček (1928), Kiderlen (1937), Fletcher (1938), y Sinclair (1948a) que resumen las tendencias del estudio en esa época: (1) descripción sistemática, (2) morfología, (3) estudios taxonómicos del grupo, (4) afinidades biológicas, (5) composición del exoesqueleto, y (6) estudios estratigráficos.

Ida Slater (1907), la segunda mujer que estudia a este grupo, recoge en su obra todas las especies británicas hasta el momento, contando con un gran tamaño de muestra, todos los ejemplares del NHM y otros museos como *The Sedgwick Museum of Earth Sciences* de Cambridge, *Hunterian Museum* de Glasgow y *Geological Survey* de Edimburgo, además de estudiar especímenes en préstamo para comparaciones (figura 38). Fue el primer autor en representar el arquetipo de un conulárido con sus elementos morfológicos, que fue imitado posteriormente por el resto de los autores. Esta autora siguió la clasificación de Gerhard Holm (1893) a la hora de describir las especies británicas. Esta obra ha sido clave para poder llevar a cabo esta tesis, ya que parte del material estudiado es británico, casi el 35% de los ejemplares estudiados.

Posteriormente, Bedřich Bouček, en 1928, revisa todas las especies checas, incluyendo al material de Barrande (1867), especímenes adicionales. Todos estos ejemplares se encuentran mayoritariamente en el *Národní muzeum*, haciendo de este museo el más importante en abundancia en conuláridos del mundo, con al menos 2.135 ejemplares, y el segundo en diversidad taxonómica después del NHM, con 39 especies. Este autor vuelve a hacer una clasificación de las especies en siete grupos distintos, esta vez de la cuenca de Bohemia, a los que dio nivel genérico y subgenérico en su obra de 1939, además de estudiar la composición del exoesqueleto junto con Fr. Ulrich en 1929.

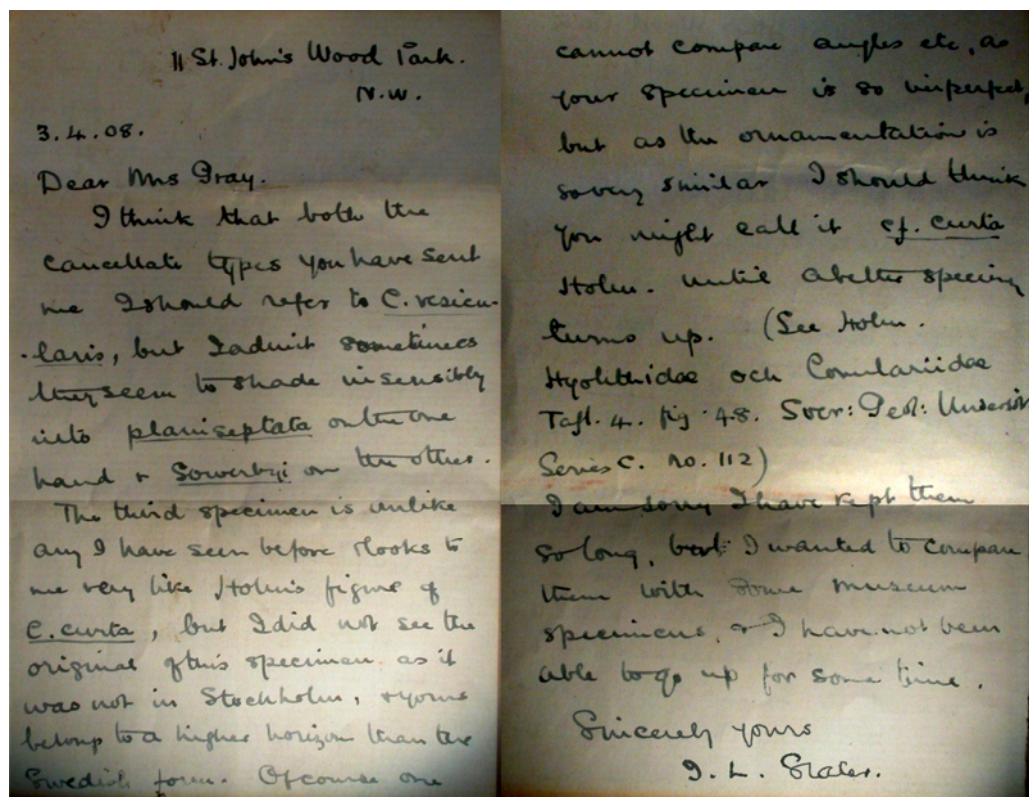


Figura 38. Carta de Ida Slater dirigida a Mrs. Robert Gray en 1908 en la que se refiere a préstamo de material (en el NHM)

En 1937 Helmut Kiderlen publica una de las obras más influyentes en este grupo: *Die Conularien*, en la que se trata desde la morfología, a la clasificación y afinidad biológica. Por primera vez en la historia, en 1937, se propone la afinidad de los conuláridos con los escifozoos, en un estudio paralelo, pero menos completo, con James Brookes Knight en el mismo año.

Harold Fletcher (1938) continúa la tendencia de la descripción de especies por regiones, que en su caso es la australiana. Obra que también ha sido de obligada referencia, al haber sido Australia colonia británica y figurar muchas de estas especies en la colección británica de Londres. En ella sigue la clasificación por grupos, los de Holm (1893) (*Laeves*, *Longitudinales*, *Moniliferae* y *Cancellata*), y principalmente con especies pérmicas, al contrario que el material británico o checo que es fundamentalmente ordovícico o silúrico. En esta obra también se hace referencia a puntualizaciones básicas como casos de sinonimia por error del autor (Johnston, 1887): *Paraconularia derwentensis* y *Paraconularia tasmanica*; y de homonimia en la especie *Conularia quadrisulcata* que actualmente (ver apartado de *Descripción sistemática*) se ha escindido en dos taxones distintos: *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) y *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845).

Sigue la obra de George Winston Sinclair en 1948, que es la primera tesis que versa sobre conuláridos y a la que afortunadamente he tenido acceso en EE.UU. (gracias al Dr. Heyo Van Iken, Hanover College, Indiana). En ella se hace un estudio recopilatorio de morfología,

paleoecología, distribución geográfica y estratigráfica, afinidades biológicas y la descripción taxonómica de los géneros y especies conocidos hasta entonces, incluyendo todas las áreas del mundo, pero con mayor información a las pertenecientes al antiguo paleocontinente de Laurencia.

Otras obras que aparecen en la primera mitad, que se basan únicamente en revisión y descripción de conuláridos, son las de Jan Vratislav Želízko (1900-1921), las de I. Hayasaka (1920a, b), Edwin D. McKee (1935) e Ivar Hessland (1949) sobre especímenes de Bohemia, Japón, Arizona y Suecia respectivamente. El resto de los autores se dedican a descripciones de conuláridos en compendios de estudios de fósiles regionales como los de Alexander Fuchs (1915) sobre Hunsrückschiefer; August Frederic Foerste (1928) sobre la América ártica; Marcel Thorø (1935) sobre la Montagne Noire; Hervey Woodburn Shimer y Robert Rakes Shrock (1944) en Norteamérica; y Henri Termier (1936) y Genevieve y Henri Termier (1950) sobre Marruecos. Otros pocos, se basan en estudios morfológicos y de afinidad como los de Rudolf y Emma Richter (1930) sobre ejemplares de Hunsrückschiefer y J. Kowalski (1935) en especímenes de la cuarcita armoricana con una extraordinaria conservación, estudiando por primera vez la microestructura del exoesqueleto. Henri y Genevieve Termier (1947, 1949) estudian la morfología y afinidades en los especímenes marroquíes, y el español Bermudo Meléndez (1950) hace un estudio de las afinidades biológicas y terminología morfológica (nueve términos) en español sobre un arquetipo. Los autores que tienen en cuenta a los conuláridos estratigráficamente son: Vicente Kindelán (1918), Pierre Comte (1937) y Primitivo Hernández Sampelayo (en las obras comprendidas entre 1915-1942) en la Ibérica.

En la segunda mitad del siglo XX los estudios han sido más completos y numerosos, con nuevos hallazgos de ejemplares que van esclareciendo sus afinidades. Son de destacar la publicación de George Winston Sinclair (1952) sobre la clasificación de este grupo y el compendio de todas las referencias bibliográficas que tienen que ver con los conuláridos en colaboración con E. S. Richardson en 1954; y las de Raymond C. Moore y su colega H. James Harrington (1956a, b) en su obra enciclopédica *Treatise on Invertebrate Paleontology*, dedicando uno de sus capítulos exclusivamente a la clase Conulata y en otro de ellos tratan sus afinidades con los escifozoos en el que también se estudia la composición y microestructura del exoesqueleto. También está el descubrimiento de dos individuos conuláridos en la superficie externa de una esponja llevado a cabo por Robert M. Finks en 1960, que infiere un modo de vida sésil. Y los estudios sistemáticos de Egbert G. Driscoll en 1963 en ejemplares norteamericanos; Fritz Kutscher y Eberhard Kümmerle en los conuláridos de Hunsrückschiefer en 1964; Enrico Serpagli con especímenes ordovícicos de Cerdeña y G. A. Thomas con ejemplares australianos en 1969; el trabajo de Tom L. Hardland y Ron K. Pickerill sobre un ejemplar del Ordovícico de Québec en 1987, infiriendo su modo de vida; y Andrei Yu. Ivatson y Mikhail A. Fedonkin sobre un ejemplar con seis caras del Véndico de Rusia en 2002.

No se puede dejar de mencionar la obra del polaco Roman Kozłowski (1968) (figura 39) y el australiano de ascendencia alemana Günther C. O. Bischoff (1978). El primero de ellos con un estudio que parecía creativo e innovador dando “evidencias” que los conuláridos tenían “endoesqueleto”. En verdad sí fue un trabajo innovador, pero sobre organismos que no eran

conuláridos (figura 31) y que tenían endoesqueleto. Algunos taxones de conuláridos le fueron dedicados por su colega boliviano Leonardo Branisa (*Conularia kozlowskii* Branisa, 1960, sinónimo posterior de *Conularia quichua* Ulrich in Steinmann & Döderlein, 1890), en agradecimiento por su labor como profesor y director del Departamento de Ciencias Geológicas de la Escuela de Minas de Oruro (Bolivia) de 1913 a 1921. El segundo autor destaca por su estudio de afinidades biológicas en el que afirma la relación de los conuláridos con los escifozoos. Y, por último, hay que resaltar las contribuciones de Bernd Hergarten (1985, 1988, 1994) a la sistemática con nuevos géneros y especies alemanas y la de Nigel C. Hughes y colaboradores en 2000 con un estudio de afinidades y sistemática con nuevos taxones norteamericanos.



Figura 39. El paleontólogo Roman Kozłowski (1889-1977) en su laboratorio de la Sección de Ciencias Biológicas de Varsovia (<http://www.graptolite.net>)

También fue un avance en las afinidades biológicas el estudio de Frank M. McKinney y colaboradores en 1995 en los Pirineos, en donde se encontraron muestras de poliestrobilización (afinidad con los escifozoos).

Asimismo, las obras más completas son las de Loren E. Babcock (figura 40a) y colaboradores entre los años 1985 y 1996 en las que se hace referencia a descripciones taxonómicas, estudios de afinidades biológicas en los que los conuláridos son considerados un phylum independiente y estudios sobre teratología y patología; las obras de Fredrik Jerre, entre 1988 y 1994, sobre sistemática, microestructura del exoesqueleto, morfología, afinidades biológicas y distribución estratigráfica de los conuláridos en Gotland; y por último, las obras de Heyo Van Iten (figura 40b) y colaboradores entre 1987 y 2006 sobre relaciones filogenéticas con los cnidarios, sistemática, microestructura del exoesqueleto, morfología, afinidades biológicas y distribución

estratigráfica en Indiana. Sobresalen las tesis de L. E. Babcock, Jerre y H. Van Iten en 1986, 1988 y 1989 respectivamente.



Figura 40. (A) Pr. Loren E. Babcock de la Univ. de Kansas, en Manhattan (Kansas) (www.geology.ohio-state.edu); (B) Pr. Heyo Van Iten del Hanover College (Indiana)

Otras publicaciones de interés en la segunda mitad del siglo XX, que tienen como referencia su implicación estratigráfica, son las de Henri y Genevieve Termier (1959) utilizando a los conuláridos como referentes en la Paleontología Estratigráfica; Esteban Márquez Triguero (1962) (Capa de Pizarras de *Conularias* del Silúrico) en su trabajo de la Ibérica; Sayar (1955, 1964) en la región del Bósforo; Vladimír Havlíček y J. Vaněk (1966), y Petr Štorch y Michal Mergl (1989) en el Ordovícico de Bohemia; A. J. Whiteman (1971) en la región cámbrico-ordovícica de Argelia; William T. Dean (1975, 1980) en el Ordovícico turco y jordano (*Conularia* Sandstone); Michel Robardet (1981) en el Ordovícico del Macizo Armoricano; Juan Carlos Gutiérrez-Marco y colaboradores entre 1983 y 2003 en el Ordovícico de la Ibérica y del Anti-Atlas marroquí; los trabajos del Servicio Geológico de Marruecos inéditos a cargo de Jacques Destombes, entre 1983 y 2002, a los que he tenido acceso gracias al Dr. Juan Carlos Gutiérrez-Marco; el estudio de la Precordillera argentina a cargo de Juan Luis Benedetto y Zarela A. Herrera en 1987; y el estudio de la Montagne Noire por William Thornton en 1996, y José Javier Álvaro y colaboradores en 2001.

En este período de tiempo también figuran las publicaciones sobre sistemática de conuláridos de Jean Pillet y Gerad Beaulieu sobre el Ordovícico armoricano en 1995 y 1998, y de autores chinos como Zhang Shou-Xin (1977), Xu Gueiyong y Li Fenglin (1979a, b), He Tinggui (1984) y Zhu Zhi-kan (1985), entre otros.

Hay un nuevo intento de unificar la sistemática en 1993 a cargo de John R. Nudds y J. John Sepkoski, en su publicación sobre los cnidarios *The fossil record 2*.

Para terminar, en lo que va de este siglo XXI, la proliferación de publicaciones en este grupo se ha disparado, apuntando cuatro escuelas: checa, china, brasileña y argentina. Las aportaciones

de la checa comenzaron a finales del siglo XX con los trabajos de Zdeňka Vyhlasová Brabcová y colaboraciones (1999-2004), aportando conocimiento sobre la distribución estratigráfica de las especies en las regiones perigondwánicas y bálticas, y con el estudio de la morfología del exoesqueleto con SEM. La escuela china, que destacó con el estudio sistemático en el siglo pasado, actualmente estudia el desarrollo embrionario en fósiles cámbricos de composición apatítica con Hua Hong y colaboradores (2004). La escuela brasileña destaca por los trabajos de Sabrina Coelho Rodrigues y Juliana de Moraes Leme y colaboradores en el año 2003, sobre tafonomía y sistemática dando aportaciones sobre evidencias sésiles. En esta escuela está la quinta tesis sobre conuláridos, de Juliana de Moraes Leme (2006), en la que se abarca, principalmente, el estudio filogenético de los conuláridos teniendo en cuenta las subfamilias propuestas por Moore & Harrington (1956b). En Argentina sobresalen los trabajos de Nora Sabattini y colaboradores (2001, 2004, 2005) sobre tafonomía y nuevos hallazgos de conuláridos con modo de vida sésil.

Por tanto, vemos que se va ampliando poco a poco el estudio de estos organismos, desde el punto de distribución estratigráfica, como morfología, tafonomía y filogenia fundamentalmente. Esto se debe a los avances de la época actual, principalmente desde dos puntos de vista. Por una parte, es más fácil viajar y tener acceso a otros especímenes de otras colecciones, con lo que se va completando el registro estratigráfico. Además, el estudio de su morfología es cada vez más completo, permitiendo identificar las especies con mayor exactitud. Y por otra, el avance de los tiempos actuales, con microscopios con mayor aumento, técnicas de mayor definición y software más avanzados para los estudios filogenéticos. Sólo nos falta encontrar un pariente escifozo vivo y comparar su ADN, esto nos confirmaría todas las ideas plasmadas en el apartado de *Afinidades biológicas* y sería un vínculo en la historia evolutiva de la Vida.

6.1- Etapas

El estudio bibliográfico refleja un incremento del número de publicaciones sobre los conuláridos, desde Ure (1793) con la primera publicación, hasta nuestros días. Se pueden diferenciar las siguientes cuatro etapas (figura 41):

- 1- 1793-1867: Período inicial correspondiente a las primeras descripciones de fósiles y a los primeros estudios descriptivos de conuláridos, es el de la α -taxonomía (Mayr, 1969). El número de trabajos se incrementa progresivamente a lo largo del tiempo y empiezan, tímidamente, las primeras afinidades biológicas basándose en la analogía de la forma (Sowerby, 1821; Archiac & Verneuil, 1842; Sandberger, 1847). La publicación más relevante de este período es el trabajo enciclopédico de Joaquim Barrande de 1867, titulado *Système Silurien du Centre de la Bohême* donde se describen 27 especies, y se puede considerar como la culminación de la época de descubrimiento y primeros estudios del grupo.

- 2- 1868-1927: En esta etapa destaca el estudio de la distribución estratigráfica de los conuláridos además del comienzo de los primeros trabajos de clasificación (Lindström, 1884). El número de publicaciones se incrementa hasta 1907 y posteriormente sigue una ligera disminución hasta el año 1927. Sobresalen durante este período las monografías de Holm (1893) y Slater (1907). Holm (1893) estudia los conuláridos bálticos y sintetiza el conocimiento existente hasta la época acerca del grupo, con especial referencia a las formas centro europeas y británicas, e incluye el segundo intento de clasificación. Por otra parte está el trabajo monográfico de Slater (1907), que se centró en los conuláridos británicos.

Y no se puede olvidar el primer estudio paleoecológico sobre supuestos *conuláridos* (Ruedemann, 1896-1898).

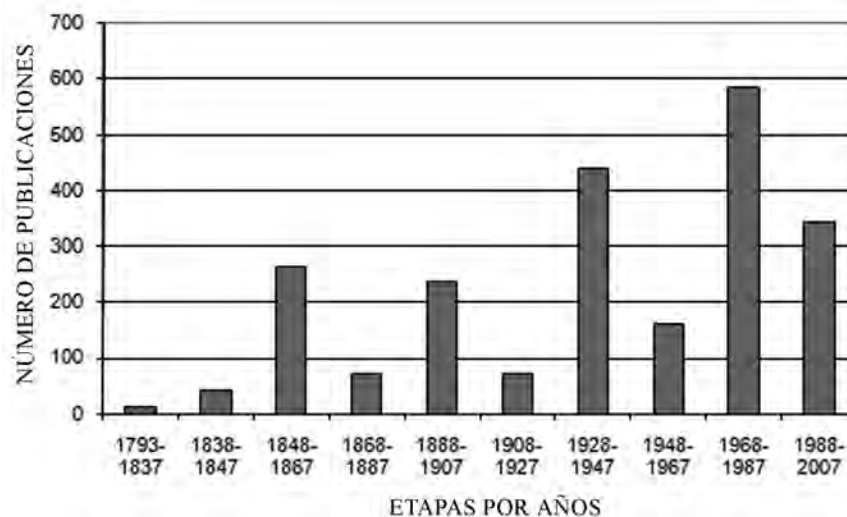


Figura 41. Etapas en el estudio de los conuláridos

- 3- 1928-1967: En este período, además de seguir realizándose trabajos dedicados principalmente a estudios taxonómicos y estratigráficos, fundamentalmente hasta 1947, merece la pena destacar el desarrollo de los estudios paleobiológicos, así aparecen trabajos sobre la anatomía, morfología y afinidades del grupo. Después de la primera interpretación de los conuláridos a cargo de Slater (1907) en el período anterior, Bouček (1928) perfecciona la nomenclatura anatómica con tres términos más, incluyendo las líneas segmentales (media, secundarias y accesorias), pero lamentablemente sigue colocando los conuláridos invertidos en sus dibujos, siguiendo el estudio de Barrande (1867), pero es el pionero en el estudio de la composición y microestructura del exoesqueleto.

Posteriormente, Helmut Kiderlen (1937) y James Brookes Knight (1937) realizan, de manera independiente, los primeros estudios anatómicos modernos y una de las

primeras interpretaciones del modo de vida de los conuláridos. Una de las reconstrucciones de Kiderlen (1937) ha sido reproducida por autores posteriores (Bouček, 1939; Moore & Harrington, 1956a). También, debemos destacar los trabajos de George Winston Sinclair entre 1940 y 1952 incluyendo su tesis doctoral (Sinclair, 1948a) en la que trata todos los aspectos de los conuláridos (historia de su estudio, morfología, distribución geográfica y estratigráfica, afinidades biológicas, sistemática, taxonomía, paleoecología).

Por último, resaltamos la publicación de los capítulos correspondientes a los conuláridos en el *Treatise on Invertebrate Paleontology*, que aparecen en el volumen dedicado a los cnidarios (Moore & Harrington, 1956a, b).

- 4- 1968-2007: En este período se produce un aumento importante de estudios de carácter estratigráfico, multiplicándose las localidades donde aparecen conuláridos hasta 1987. En los últimos años siguen, fundamentalmente, los estudios de tafonomía, filogenia y morfología del grupo. La escuela brasileña se dedica al estudio paleoecológico, taxonómico, tafonómico y filogenético de estos organismos (Leme *et al.*, 2003a, b; Rodrigues *et al.*, 2003; Leme, 2006).

Para este período destaca la tesis doctoral de Loren E. Babcock (1986) y sus trabajos posteriores, Babcock & Feldmann (1986a, b, c) y Babcock *et al.* (1987a, b, c) entre otros; la tesis de Fredrik Jerre y trabajos posteriores (1988, 1989, 1991, 1993, 1994a, b) con estudios estratigráficos y morfológicos de comparación biológica de tipo funcional; la tesis de Heyo Van Iten (1989a) y numerosas publicaciones posteriores y colaboraciones hasta este mismo año, las cuales abordan el estudio de los conuláridos desde una perspectiva tanto estratigráfica, como filogenética moderna complementada con estudios anatómicos; y la de Juliana de Moraes Leme (2006) basada fundamentalmente en estudios filogenéticos.

Y como se ha citado más arriba despuntan cuatro escuelas en su estudio (checa, china, brasileña y argentina) con multitud de publicaciones y comunicaciones en congresos acercándose cada día más a la verdadera morfología y funcionalidad de la anatomía de los conuláridos, con nuevos descubrimientos de un modo de vida sésil como los de Puesto La Carlota, en el Pérmico argentino (Sabattini & Hlebszevitsch, 2004, 2005) y los de Ponta Grossa en el Devónico brasileño (Rodrigues *et al.*, 2003a, b).

Se desprende de este estudio bibliográfico que hay cuatro períodos diferenciados, en los cuales, tanto los criterios de investigación de estos organismos, como las diversas publicaciones sobre los mismos, han variado a lo largo del tiempo. En el primer período las pautas que se siguen en el estudio de estos organismos son: reconocimiento, descubrimiento y nomenclatura; a ésta siguen otras dos etapas o períodos en los que dominan los estudios estratigráficos o paleobiológicos; y ya en el último período son de tener en cuenta los estudios filogenéticos (Sendino & Domínguez, 2006).



7 - Las colecciones de conuláridos en el mundo

7- Las colecciones de conuláridos en el mundo

7- Las colecciones de conuláridos en el mundo

7.1- Comparación en cuanto a abundancia y distribución geográfica

7.2- Comparación en cuanto a abundancia y distribución estratigráfica

7.3- Comparación en cuanto a diversidad genérica y específica

7.4- Comparación en cuanto a abundancia de especímenes tipo

Debido a que los conuláridos no fueron muy abundantes (a pesar de su amplia distribución geográfica y estratigráfica) es difícil encontrarlos *in situ*, por lo tanto, hay que acceder a los museos para su estudio.

Como se ha citado anteriormente, aparte del estudio del NHM se han consultado colecciones de todo el mundo, 39 en total (*Apéndice 6*), que se han obtenido de una lista de 88 museos y colecciones privadas en las que figuraban los especímenes descritos en toda la bibliografía. De estos 39, hay cinco museos que en la actualidad no cuentan con ejemplares de conuláridos, como el emblemático *The Sedgwick Museum of Earth Sciences*, en el que se suponía que existían ejemplares figurados por Slater (1907), o el *Museo di Paleontología* donde tendrían que estar los especímenes descritos por Serpagli (1969). Pero en ambos museos, sus conservadores, la Dra. Liz Harper y el Dr. Nocchi Carla respectivamente, no encuentran ningún conulárido entre sus colecciones. Algunos museos han cedido sus colecciones a otros, como el *Geologisch-Paläontologisches Institut* que ha depositado la suya en el *Deutsches Museum* de Munich o el *Department of Geology* de la Princeton University que donó la suya al *National Museum of Natural History (Smithsonian Institution)*. En el caso de la *Ecole nationale supérieure des Mines* de París, depositó su material armórico en la *Unité de Formation et de Recherche des Sciences de la Terre* de Lyon acorde con su conservador el Dr. Abel Prieur.

Desgraciadamente no se ha podido acceder nada más que a uno de los tres importantes museos u organismos suecos que albergan una de las colecciones más abundantes (hay que tener en cuenta que los conuláridos silúricos de Báltica triplicaban en número de especímenes a los ordovícicos, aunque sin apenas diversidad). Es, por tanto, un sesgo importante a tener en cuenta en la abundancia de material silúrico en los museos, pero sin influir en su variedad, ya que la mayoría proceden del trabajo de Jerre (1993), sobre su estudio del Silúrico de Gotland (Suecia). En este trabajo se citan más de 6.000 fragmentos de seis especies pertenecientes a dos géneros. Seguramente este material se encuentra en la *Lund University* a la cual él estuvo adscrito, pero no hemos podido ponernos en contacto con el responsable del Dep. de Geología, Dr. Per Sandgren, a pesar de haberlo intentado reiteradamente. Los otros organismos a los que tampoco se ha accedido son: el *Swedish Museum of Natural History* de Estocolmo y *The Geological Survey of Sweden* (SGU). La Dra. Christina Franzén, del *Swedish Museum of Natural History (Naturhistoriska Riksmuseet)*, comentó que los ejemplares no estaban inventariados y no nos podía dar más información por el momento, y de la Dra. Linda Wickström, conservadora en *The Geological Survey of Sweden* (SGU), no obtuvimos información. Es en ambos museos donde figura el material de Lindström (1884; 1888a, b) y el de Holm (1893), con 65 especímenes repartidos en 17 especies y siete géneros.

Se han citado los museos más importantes de España y que tienen ejemplares (*Museo de Geología* de Barcelona (MGB), *Museo Geominero* (MGEO) y *Museo Nacional de Ciencias Naturales* (MNCN).

Otra puntualización a hacer es que el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga) no tiene inventariada su colección, pero se ha incluido la misma por ser el Museo que alberga todos los especímenes que legó Joaquim Barrande a su muerte y superar los 2.000 especímenes. Para ello se han estudiado todas las referencias de los autores checos que han estudiado material de Bohemia, como Barrande (1855, 1856, 1867), Bouček (1928, 1939) y Želízko (1900, 1901,

1902, 1903, 1905, 1906a y b, 1907a y b, 1909a y b, 1911a y b, 1913, 1918 y 1921) y las referencias a especies de Bohemia de Havlíček & Vaněk (1966) y Brabcová (1999).

Para conocer la importancia de las colecciones de conuláridos de estos museos, no sólo es primordial que guarden ejemplares en buen estado de conservación para estudios paleobiológicos, a lo cual no se ha tenido acceso, sino que además es necesario saber su diversidad taxonómica, y distribución geográfica y estratigráfica para posteriores estudios bioestratigráficos, paleoecológicos, paleobiogeográficos, o de patrones evolutivos, entre otros, y saber en qué museos se localizan.

No todas las colecciones tienen la información completa en cuanto a geografía y estratigrafía, por lo tanto, en algunos de los casos, no coincidirá la abundancia en comparación con el número de ejemplares que tienen información de la distribución geográfica o estratigráfica y la diversidad taxonómica.

Para poder hacer el estudio comparativo empezaremos con asignar a cada museo unas siglas para su posterior identificación en los gráficos comparativos, y aparecerán en orden alfabético de las siglas para su rápida identificación.

SIGLA	MUSEO
CMC	<i>Cincinnati Museum Center</i> (University of Cincinnati, Ohio, EE.UU.)
CMNH	<i>Carnegie Museum of Natural History</i> (Pittsburgh, EE.UU.)
CU	<i>Colgate University, Robert Linsley Collection</i> (Nueva York, EE.UU.)
DM	<i>Deutsches Museum</i> (Munich, Alemania)
DVPS	<i>Delaware Valley Paleontological Society</i> (Pennsylvania, EE.UU.)
GCNPM	<i>Grand Canyon National Park Museum</i> (Arizona, EE.UU.)
GPIMS	<i>Geologisch-Paläontologisches Institut</i> (Universität Münster, Alemania)
HLMD	<i>Hessisches Landesmuseum Darmstadt Naturgeschichte</i> (Alemania)
HM	<i>Hunterian Museum</i> (Glasgow University, Reino Unido)
ISM	<i>Illinois State Museum</i> (Springfield, EE.UU.)
MCZ	<i>Museum of Comparative Zoology</i> (Harvard University, Cambridge, EE.UU.)
ME	<i>Museum of Evolution</i> (Paleontologisektionen Uppsala universitet, Suecia)
MGB	<i>Museu de Geologia</i> (Barcelona, España)
MGEO	<i>Museo Geominero</i> (Madrid, España)
MHNG	<i>Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève</i> (Suiza)
MLP	<i>Museo de Ciencias Naturales</i> (La Plata, Argentina)
MNB	<i>Museum für Naturkunde</i> (Humboldt-Universität, Berlín, Alemania)
MNCN	<i>Museo Nacional de Ciencias Naturales</i> (Madrid, España)
MPUC	<i>Museo de Paleontología</i> (Universidad de Concepción, Chile)
MPUZ	<i>Museo Paleontológico</i> (Zaragoza, España)
MW	<i>Museum Wiesbaden</i> (Oberursel, Alemania)
NHM	<i>Natural History Museum</i> (Londres, Reino Unido)
NJSM	<i>New Jersey State Museum</i> (Trenton, EE.UU.)
NM	<i>Národní muzeum</i> (Museo Nacional de Praga, República Checa)
NYSM	<i>New York State Museum</i> (Albany, EE.UU.)
OC	<i>Oberlin College</i> (Ohio, EE.UU.)
PIN	<i>Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences</i> (Moscú, Rusia)
PMNH	<i>Peabody Museum of Natural History</i> (Yale University, Connecticut, EE.UU.)

SIGLA	MUSEO
PRM	<i>Redpath Museum</i> (McGill University, Québec, Canadá)
ROM	<i>Royal Ontario Museum of Paleontology</i> (Toronto, Canadá)
SNHM	<i>Senckenberg Natural History Museum</i> (Frankfurt, Alemania)
UFR-UCB	<i>Unité de Formation et de Recherche des Sciences de la Terre</i> (Université Claude Bernard, Lyon)
UM	<i>Università di Modena</i> (Italia)
UM-C	<i>University of Missouri-Columbia</i> (EE.UU.)

A continuación se presenta la abundancia y distribución geográfica y estratigráfica de estos conuláridos, su diversidad genérica y específica, y la abundancia de especímenes tipo comparativamente con el resto de museos consultados.

7.1- Comparación en cuanto a abundancia y distribución geográfica

De todas las colecciones analizadas se ha podido observar que no hay ejemplares en los paleocontinentes del S de China y Kazajstán, razón por la cual no se han tenido en cuenta a la hora de la representación gráfica (figura 42). Las causas por las que no figuran en museos como el NHM (que es el que tiene mayor distribución, tanto geográfica como estratigráfica) o el *Royal Ontario Museum* (ROM) (el que le sigue en abundancia), son su menor número de especímenes (Kazajstán no supera la veintena de ejemplares –Sadykov, 1959 (*fide* Vorozhbitov & Alekseev, 1992); Vorozhbitov & Alekseev, 1992–) y la menor accesibilidad a los chinos, de los cuales únicamente se sabe por publicaciones (Zhang, 1977; Xu & Li, 1979a, b; Liu, 1981; He, 1984; Ding & Li, 1984; Gou & Yang, 1985; Xu & Li, 1985; Zhu, 1985; He & Yang, 1986; Babcock *et al.*, 1990; Babcock, 1991b; Li, 1993; Van Iken *et al.*, 2000).

Se ha podido observar que el museo que tiene un mayor número de especímenes, *Národní muzeum* (NM), pertenecen únicamente a un paleocontinente (Gondwana), al contrario que el NHM que es el segundo más abundante y el que mayor distribución geográfica tiene, con ejemplares pertenecientes a cuatro de los siete paleocontinentes en los que se reparten los conuláridos.

También se observa que, lógicamente, los museos tienen más especímenes de las regiones en las que están situadas que de otras zonas del planeta, a excepción del NHM que tiene de casi todo el Mundo. Esto se debe, por un lado, a que las antiguas colonias británicas se repartían geográficamente por todos los continentes; y por otro, a la compra y a la movilidad de sus investigadores. Así, el NHM cuenta en su colección especímenes australianos, sudafricanos, canadienses, indios, etc.

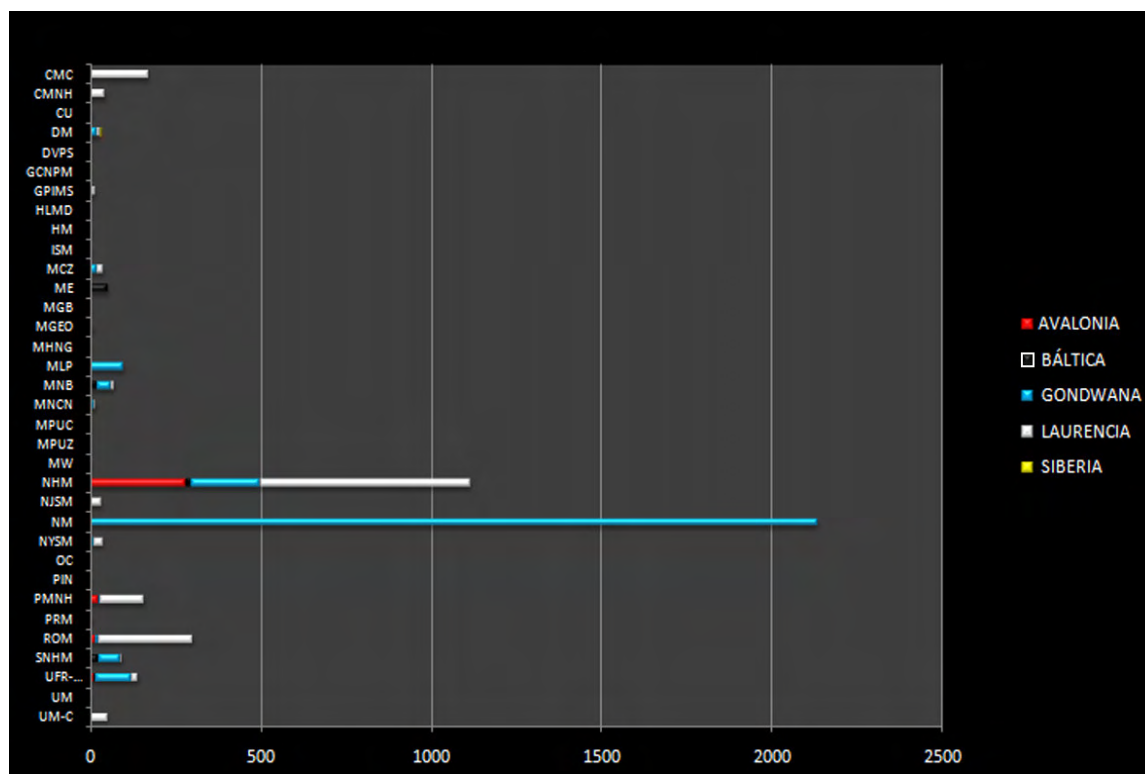


Figura 42. Distribución geográfica de los conuláridos, teniendo en cuenta su abundancia (acorde a los museos consultados)

7.2- Comparación en cuanto a abundancia y distribución estratigráfica

Los dos museos que no tienen información de sus especímenes son el *Oberlin College* (OC) y *Delaware Valley Paleontological Society* (DVPS), pero entre ambos juntan sólo tres especímenes.

Se ha podido comprobar que los museos consultados tienen principalmente especímenes ordovícicos (figura 43) a pesar de ser los conuláridos silúricos los más abundantes, en el antiguo continente de Báltica. Esto se debe a que muchas de las colecciones escandinavas (suecas básicamente) no están informatizadas y no se ha podido acceder a ellas.

Y vuelve a ser el NHM el museo que tiene una mayor distribución estratigráfica encontrando especímenes casi a lo largo de toda la historia del grupo (Cámbrico Superior - Triásico Superior). Por lo tanto es básico el estudio de su colección. Le siguen por detrás el *Museum für Naturkunde* (MNB) y el *Peabody Museum of Natural History* (PMNH), que van desde el Cámbrico al Pérmico y desde el Ordovícico al Pérmico respectivamente.

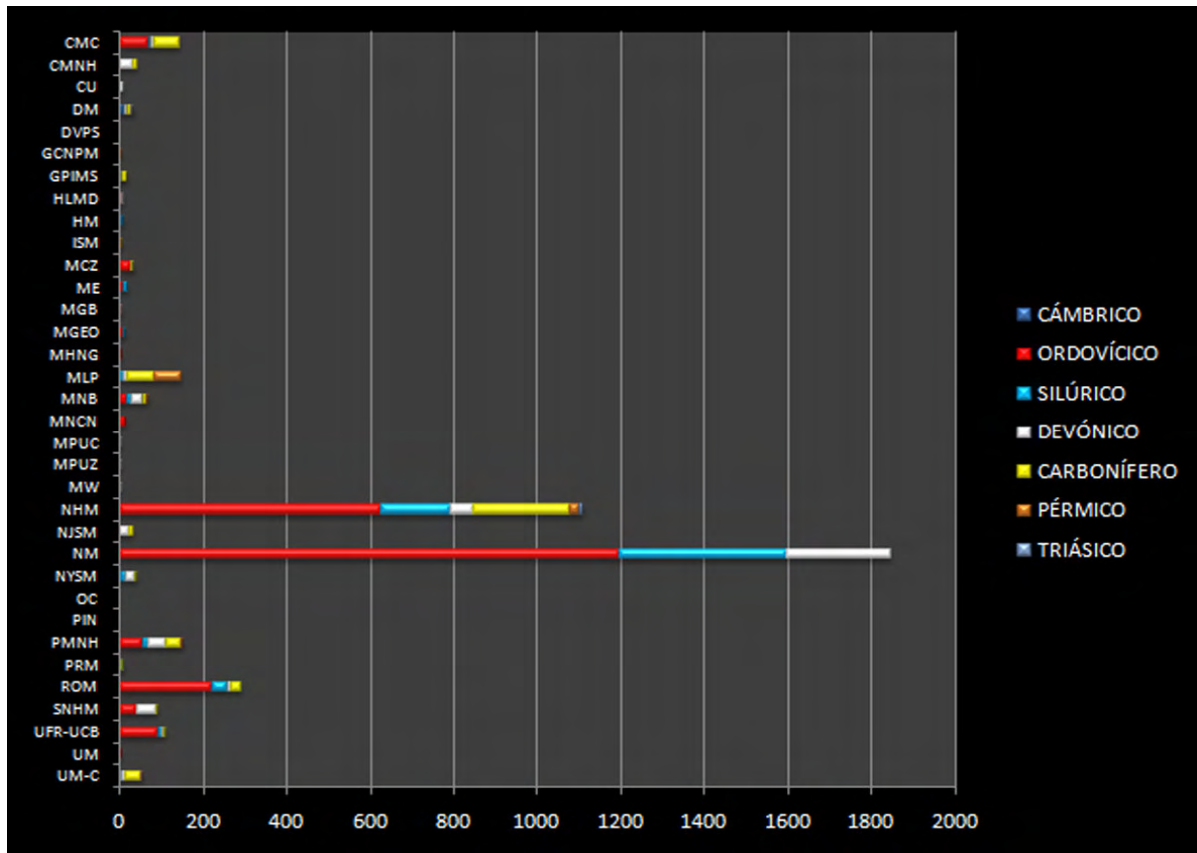


Figura 43. Distribución estratigráfica de los conuláridos, teniendo en cuenta su abundancia (acorde a los museos consultados)

7.3- Comparación en cuanto a diversidad genérica y específica

Si observamos la diversidad taxonómica de estos museos, el NHM tiene más del doble de diversidad, sobre todo en especies (figura 44), y le siguen la *Unité de Formation et de Recherche des Sciences de la Terre* (UFR-UCB), el *Museum of Comparative Zoology* (MCZ) y el *Cincinnati Museum Center* (CMC). Hay que destacar la diversidad específica y no genérica del *Royal Ontario Museum of Paleontology* (ROM) con 28 especies, Museo en el que están depositados los especímenes en los que basó fundamentalmente el estudio sistemático en la tesis George Winston Sinclair (1948a) y publicaciones posteriores.

La diversidad del *Národní muzeum* es muy pequeña ya que se basa en los especímenes que Joaquín Barrande coleccionó en la Cuenca de Bohemia. Así, él mismo (Barrande, 1867) y Bedřich Bouček (1928) citan en sus obras más de 1.000 especímenes de *Conularia anomala* Barrande, 1867; 300 de *Conularia exquisita* Barrande, 1867; 300 de *Conularia fecunda* Barrande, 1867; 200 de *Conularia consobrina* Barrande, 1867; 170 de *Conularia insignis*

Barrande, 1867; 100 de *Conularia rugulosa* Barrande, 1867; y 65 de *Conularia fragilis* Barrande, 1867, por citar las especies más abundantes; mientras que el NHM tiene la mitad de especímenes repartidos en un mínimo de 85 especies.

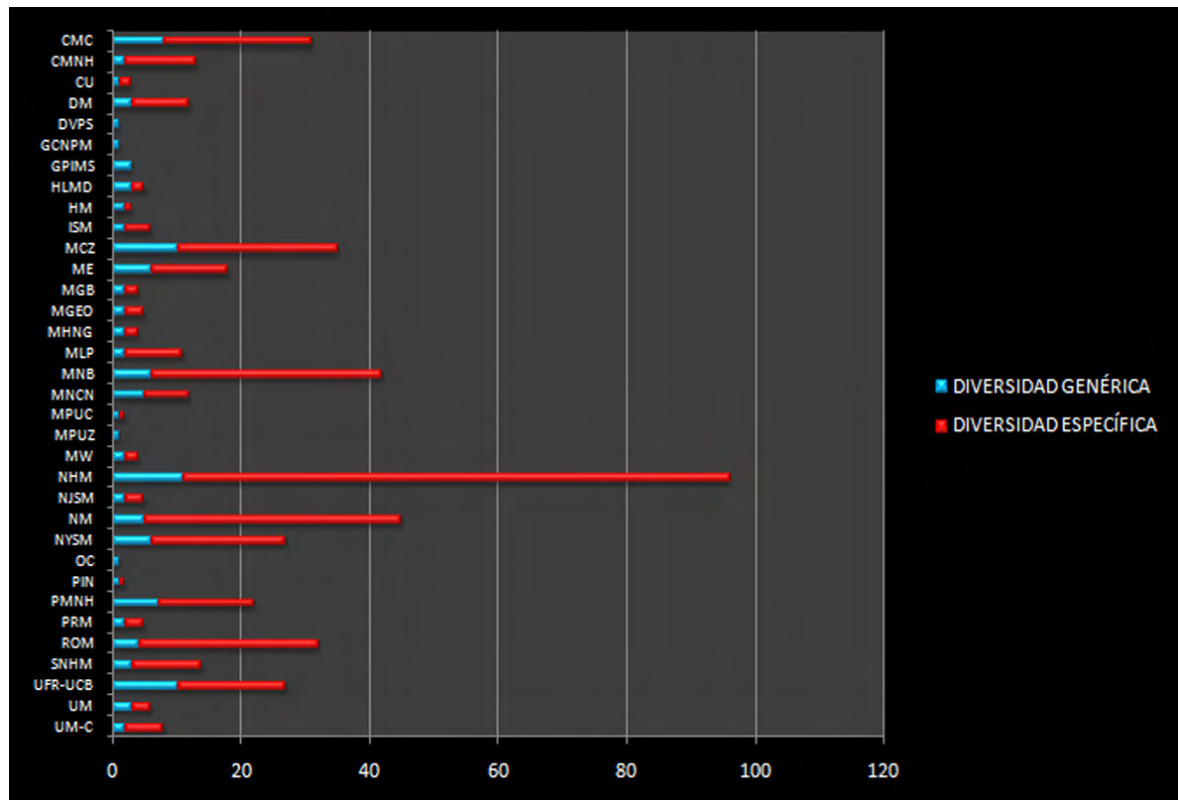


Figura 44. Diversidad genérica y específica de los conuláridos (acorde a los museos consultados)

7.4- Comparación en cuanto a abundancia de especímenes tipo

En cuanto a la cantidad de material tipo que hay depositado en estos museos (figura 45) destaca el *Národní muzeum* con el material de la obra *Système Silurien du Centre de la Bohême* de Barrande (1867), con al menos 40 tipos, mayoritariamente sintipos. Barrande (1867), al igual que el resto de los naturalistas contemporáneos, no designó un tipo u holotipo para cada especie, sino que describió un conjunto de especímenes (sintipos) para cada taxón específico. El conjunto de estos tipos, aunque numeroso, tiene poca variedad taxonómica, al igual que los especímenes que figuran en este Museo Checo. En segundo lugar está el *New York State Museum* (NYSM) con 37 tipos, material de las valiosas obras de Hall (1859, 1876, 1879), Clarke (1907, 1908, 1909, 1913) y Ruedemann (1925, 1926). Y en tercer

lugar figura el NHM, con 27 especímenes tipo, entre holotipos (7), paratipos (3) y sintipos (17), y siete ejemplares más descritos y figurados, y dos más sólo descritos, incrementando el valor histórico de este Museo. Este material se basa fundamentalmente en la obra *A Monograph of British Conulariae* de Slater (1907), y también de publicaciones como la de Sowerby (1821), Sharpe (1856), Reed (1904), Trechmann (1918) y Babcock *et al.* (1987b).

Una de las diferencias fundamentales a la hora de tratar el material tipo entre Barrande (1867) y Slater (1907), es que esta última citó los tipos de cada especie y su distribución geográfica y estratigráfica, además de su localización y su sigla, si es que la tenían, a diferencia de Barrande (1867) que no citó el tipo, ni la sigla, ni localizó los ejemplares para su posterior revisión.

También es de destacar el *Museum für Naturkunde* (Humboldt-Universität, Berlín, Alemania) (MNB) con 18 especímenes tipo procedentes de las obras de Schaubroth (1853) –acorde a su catálogo–, Frech (1876), Krause (1877), Jaekel (1889), Schmidt (1905) –acorde a su catálogo–, Fuchs (1915), Hücke (1917), Kegel (1926), Richter & Richter (1930) y Hergarten (1985, 1994).

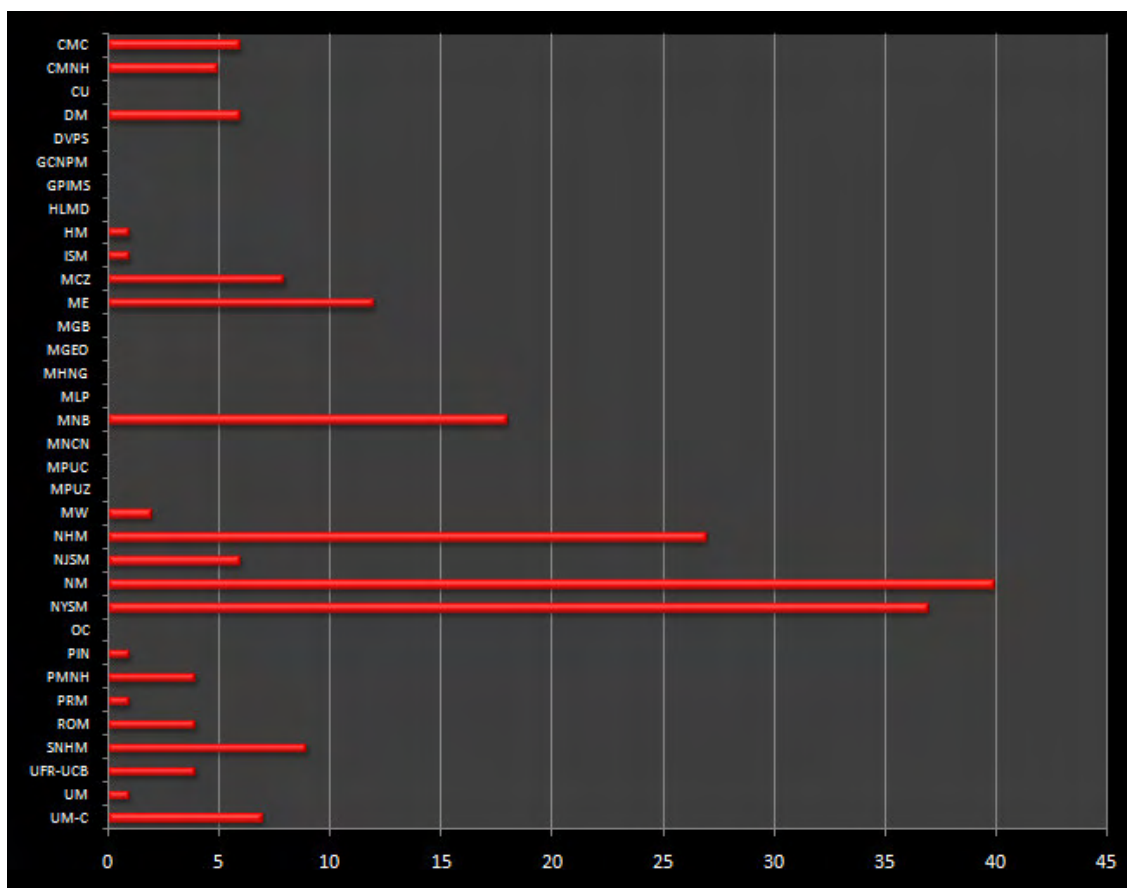


Figura 45. Cantidad de material tipo de conuláridos depositado en los museos

Después del estudio de las colecciones se comprueba que el NHM tiene la más diversa, con mayor distribución geográfica y estratigráfica, y la que mayor diversidad posee en especímenes tipo después del *New York State Museum* (NYSM) entre los museos consultados que, a su vez son, mayoritariamente, los más importantes del mundo en cuanto a colecciones de invertebrados fósiles. Es decir, puede ser la base de futuros trabajos sobre patrones morfológicos, además de estudios sistemáticos, filogenéticos, etc.



8 - La colección de conuláridos de
The Natural History Museum
de Londres

8- La colección de conuláridos de
The Natural History Museum de
Londres

8- La colección de conuláridos de *The Natural History Museum* de Londres

8.1- Procedencia y fecha de adquisición

8.2- Distribución estratigráfica y diversidad taxonómica

8.3- Distribución geográfica

8.4- Estudio de las etiquetas

8.5- Colección

Esta colección ha sido clave en estudios sistemáticos y taxonómicos de los conuláridos a principios del siglo XX y es de obligada referencia hoy en día. Por una parte, es la más significativa en cuanto a diversidad taxonómica, y por otra, es la que abarca mayor extensión geográfica y estratigráfica, con un total de 165 yacimientos repartidos por todo el mundo y 27 especímenes tipo.

La colección de conuláridos empezó a crearse en 1841, 20 años después de que James Sowerby describiese el género *Conularia* Miller en su obra *The Mineral Conchology of Great Britain* con un espécimen de *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) procedente de la *Gilbertson Collection*, del químico-farmacéutico William Gilbertson (1789-1845) que recogió los fósiles en el Carbonífero de Preston (Lancashire, Inglaterra), donde vivió. La colección siguió incrementándose paulatinamente hasta el final de la década de los setenta, con el hallazgo de varios conuláridos, por parte de dos de los investigadores de este centro (NHM), en una excavación en Escocia.

Al principio del estudio de esta colección, su número era algo mayor, ya que algún que otro molde positivo o negativo, de un mismo individuo, estaba separado del otro físicamente y contabilizado aparte. En la actualidad la colección consta de 1.131 especímenes, que se reparten en 11 géneros y un mínimo de 85 especies, haciendo que esta colección sea referente mundial para los investigadores de los conuláridos.

8.1- Procedencia y fecha de adquisición

El valor de la colección se incrementa si se tiene en cuenta su valor histórico, formada por otras colecciones predecesoras, como la de Elisabeth Gray, conocida como Mrs. Robert L. Gray (1792-1897) que fue de las primeras mujeres que se dedicó a coleccionar fósiles, y que lo hizo incluyendo la localidad exacta de su colecta por primera vez (Oldroyd, 1990). Tarea que llevó a cabo en Girvan (Escocia), y que se incorporó al NHM en dos fechas distintas, 1920 y 1937, formando el grueso su colección, con un total de 463 especímenes de conuláridos. Otras colecciones a destacar son las del Dr. Joaquim Barrande que vendió un total de 30 especímenes al NHM en 1856. Posteriormente destaca también la adquisición de 30 ejemplares a J. Purdue en 1870, 15 a James E. Lee en 1885, 22 al Prof. Joseph Prestwich en 1894 y 19 a la *Geological Society* de Londres en 1911. El resto de las incorporaciones se hicieron con menos ejemplares y progresivamente en el tiempo, como la del *Bath Royal Literary and Scientific Institution* y la del *Ludlow Museum*, que se adhirieron entre 1905 y 1939, además de otras compras a particulares, legados de otros paleontólogos, y contribuciones de miembros de Museo como Dr. F. A. Bather en 1907 y Dr. W. T. Dean en 1956, incrementando la colección de un modo consecutivo, hasta hacer de ella la más importante en conuláridos del mundo. No hay un registro completo de la procedencia y fecha de incorporación de cada conulárido al NHM, pero sí de más del 70% (figuras 46 y 47).

En la representación gráfica de la procedencia de los especímenes, en el caso de ser menores de siete ejemplares, se han separado por unidades, en grupos de dos, tres, y así sucesivamente hasta seis individuos, para su simplificación, tal como se registra a continuación:

- Primer grupo, con un ejemplar: Suman 38 especímenes con las siguientes procedencias:

A. J. Charig
C. L. Dixon Collection del *British Honduras Geological Survey*
D. Homfray
Dr. C. T. Trechmann
Dr. H. Hicks
Dr. V. Fric
E. J. Garwood
F. Harford
F. W. Cassirer
G. H. Piper Collection
G. R. Vine Collection
Governors of *King's School* de Sherborne (Dorset) en 1960
J. A. Moy-Thomas
J. G. Hamting
J. Parrot
J. Tennant
J. Gray Collection
K. P. Oakley
M. C. Crosfield
M. Lindström
Musè Royal d'Histoire naturelle de Belgique (Bruselas)
Muséum national d'Histoire naturelle (París)
P. E. Negus
Prof. De Koninck
R. B. Newton
R. Chaplin
Rev. Father S. J. Pollen
S. Bowerbank Collection
Shrewsbury Museum and Art Gallery (Rowley's House) (Shropshire)
Sowerby Collection
Steven, T. Stock
T. Ruddy Collection
T. Tesson Collection
W. E. Balston
W. F. Whittard Collection
W. Gilbertson Collection
W. Legrand
W. N. Craft

- Segundo grupo, con dos ejemplares: Suman 30 especímenes con las siguientes procedencias:

A. S. Piret Collection
A. Schubert Collection
A. Templeman Collection
Dr. Stanley Smith
Etheridge Collection
H. Pearce
I. A. Stigand
Mr. Marston
Prof. Klouček
Rheinisches Mineralien-Kontor (Bonn)
Rev. C. Croft
S. Morris y R. Jefferies
T. T. Johnson Collection
W. R. Smith
W. Vicary Collection

- Tercer grupo, con tres ejemplares: Suman 12 especímenes con las siguientes procedencias:

Bath Royal Literary and Scientific Institution (Somerset)
Caroline Birley
Dr. W. T. Dean
Museum of Practical Geology (Londres)
Sir C. Purdom Clarke
W. M. Lechmann
W. McPherson Collection

- Cuarto grupo, con cuatro ejemplares: Suman 16 especímenes con las siguientes procedencias:

B. Stürtz
Dr. Ogier Ward Collection
F. H. Butler
S. P. Pratt

- Quinto grupo, con cinco especímenes: Suman 15 especímenes con las siguientes procedencias:

B. Dunstan Collection
The Percy Slanden Trust Expedition
T. Roscoe Rede Stebbing

- Sexto grupo, con seis especímenes: Suman 12 especímenes con las siguientes procedencias:

C. C. Grant Collection

Ludlow Museum Collection (Shropshire)

Se observan tres etapas en la incorporación de material nuevo a la colección (figura 47). En primer lugar, de 1841 a 1911 es un incremento casi constante, a excepción de la disminución que se observa en la década de 1871 de 1880, seguido por la incorporación de la *Mrs. Robert Gray Collection* junto a la de la *Geological Society* de Londres, *G. J. Hinde Collection*, las contribuciones del Dr. F. A. Bather, F. H. Butler, I. A. Stigand, Prof. Klouček, R. B. Newton, y *T. Ruddy Collection*, en la década de 1911 a 1920, que llegan casi a sumar los 500 ejemplares. Y por último, el descenso progresivo hasta su último ingreso que es registrado en abril de 1979, con dos especímenes recolectados por Sam Morris y Richard Jefferies (NHM) después de haber estado en una excavación en el Ordovícico de Girvan, Ayrshire (Escocia). Ese retroceso en la adquisición de nuevos ejemplares, por parte del NHM, se puede deber a la falta de interés, tanto de coleccionistas, como la falta de científicos que estudien este grupo en el Reino Unido; a diferencia de Brasil que no contaba con tradición en su estudio y empieza a incrementar sus colecciones con los últimos hallazgos (Rodrigues *et al.*, 2003b).

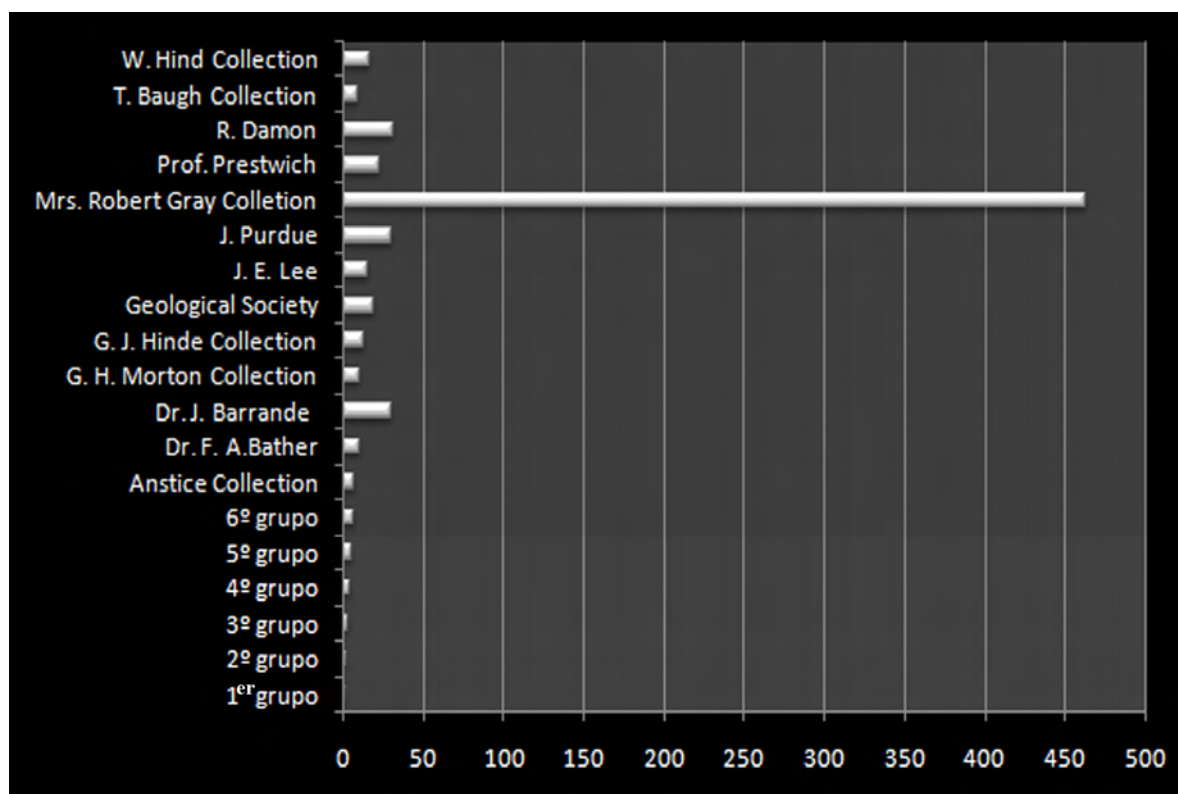


Figura 46. Procedencia *versus* abundancia de los conuláridos del NHM

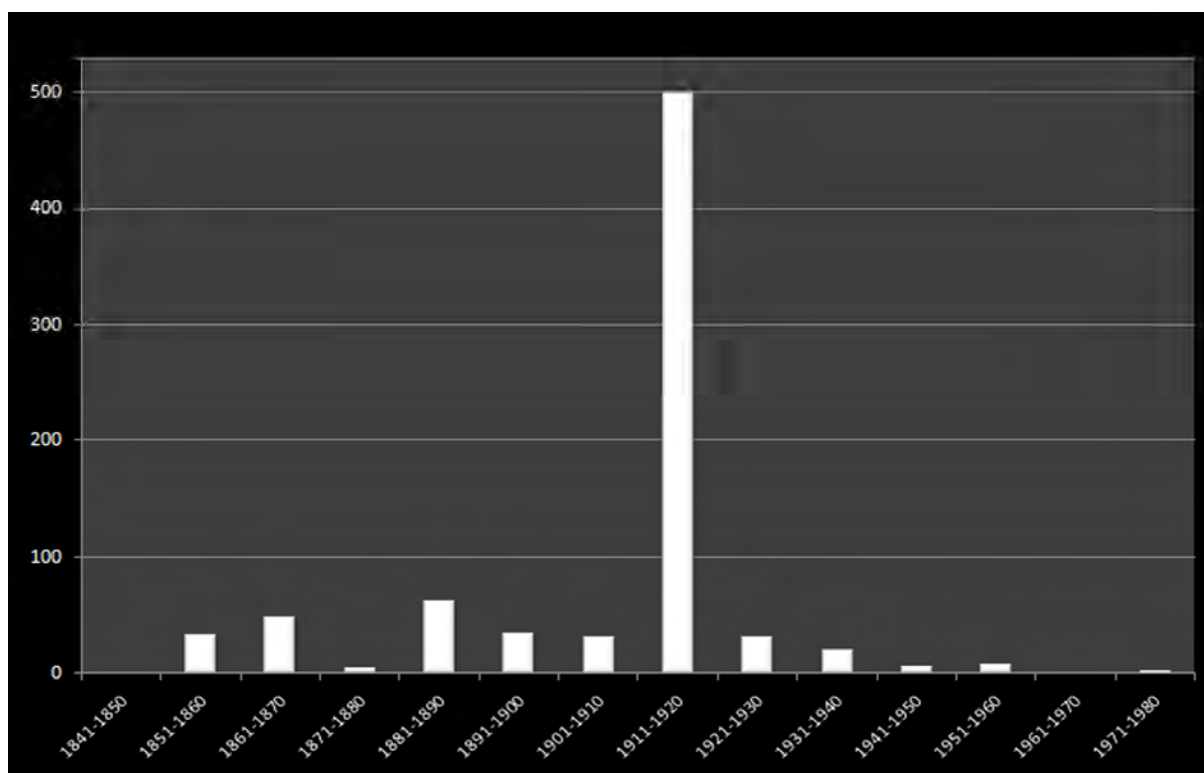


Figura 47. Distribución temporal de la incorporación de ejemplares de conuláridos al NHM

8.2- Distribución estratigráfica y diversidad taxonómica

Teniendo en cuenta que el registro estratigráfico de estos organismos marinos comprende desde el Ediacárico, en las Nama Series, de Sudáfrica (Caster, 1957) hasta el Jurásico Inferior de Avéyron (Francia) (Argéliez, 1856) y de Norteamérica (Dana, 1863; Kayser, 1924; Zittel, 1927), podremos comprender que el NHM tiene la mayor parte de su representación en el registro estratigráfico, con especímenes desde el Cámbrico Superior al Triásico Superior.

El registro comienza en el Cámbrico con un ejemplar de la *Agnostus* Shales de la región báltica de Krekling (Noruega), y se multiplica en el Ordovícico con 624 especímenes, seguido del Carbonífero y el Silúrico, con 234 y 167 ejemplares respectivamente (figura 48). Son de destacar las especies *Conularia planiseptata* Slater, 1907, y *Metaconularia slateri* (Reed, 1933), con 118 y 83 especímenes respectivamente, que aparecen en la Starfish Bed (Ardmillan series,

Upper Drummuck Group) de Girvan (Escocia), antiguo continente de Laurentia. Estos ejemplares provienen en su mayor parte de la *Mrs. Robert Gray Collection*.

Y teniendo en cuenta la diversidad, también es el Ordovícico el que destaca, tanto en la genérica (8) como en la específica (25), seguido del Silúrico en la genérica (6) y específica (19).

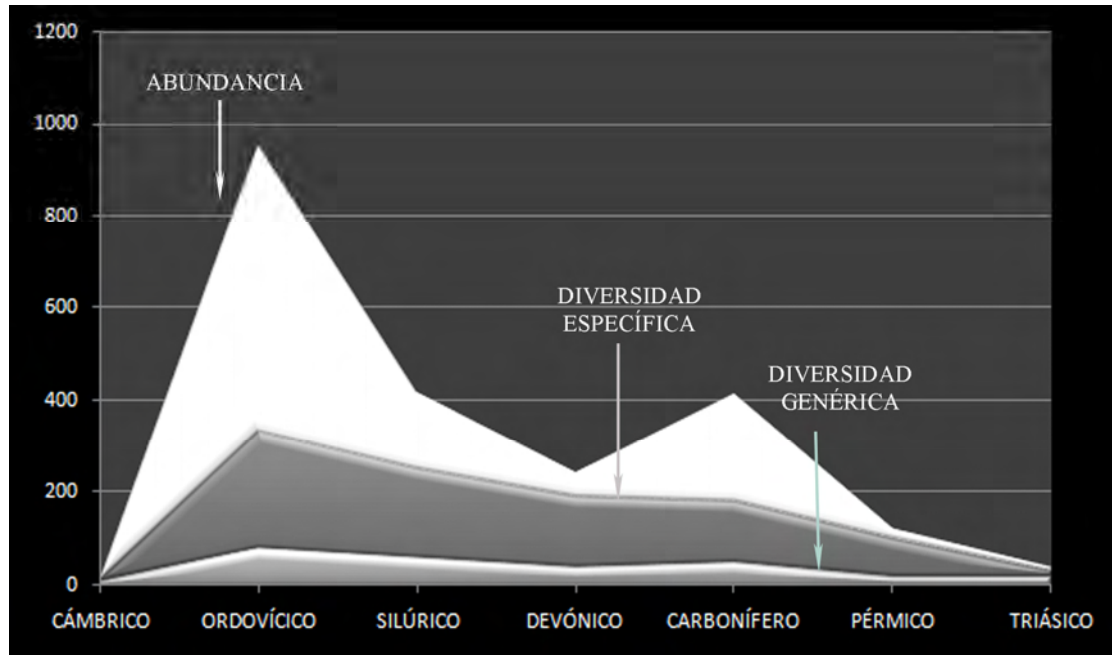


Figura 48. Distribución estratigráfica y diversidad genérica y específica de la colección de conuláridos del NHM. Escala de abundancia X 1 y de la diversidad genérica y específica X 10

Aquí se observa, en líneas generales, la misma tendencia en cuanto a la abundancia y diversidad que se sigue en el grupo de los conuláridos, a excepción de la abundancia en el Silúrico de material báltico que se cita en la obra de Jerre (1993) en los yacimientos de Gotland (Suecia), pero que en su mayoría es fragmentario y sin apenas diversificación (dos géneros, seis especies). Por tanto, el estudio de cualquier aspecto de esta colección sería extrapolable para el conjunto de los conuláridos, tanto por su diversidad como en abundancia de material no fragmentario.

8.3- Distribución geográfica

En lo que respecta a su distribución por yacimientos (165) se reparten entre 21 países (figura 49), abarcando más que cualquier otro museo del mundo. Esto se debe, fundamentalmente, a las antiguas colonias británicas repartidas por todo el mundo, por lo que hay ejemplares desde Sudáfrica o Australia, hasta de Canadá o las Islas Malvinas. Son de destacar los yacimientos del Reino Unido (85) de los cuales los más prolíficos han sido los de Girvan, en los que Elisabeth Gray recogió casi la mitad de la colección. Estos yacimientos son equiparables en abundancia, pero no diversidad, a algunos de la Cuenca de Bohemia que figuran en la colección del *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga). Por tanto, hay material que abarca los paleocontinentes de Avalonia, Báltica, Gondwana y Laurencia, y falta en China, Siberia y Kazajstán, que a su vez no están casi representados por conuláridos en el registro estratigráfico global. Así, se llega a la conclusión que el material del NHM es suficiente para cualquier estudio paleobiogeográfico debido a su representación y abundancia. Ver en *Apéndice 3* los yacimientos y especies asociadas.

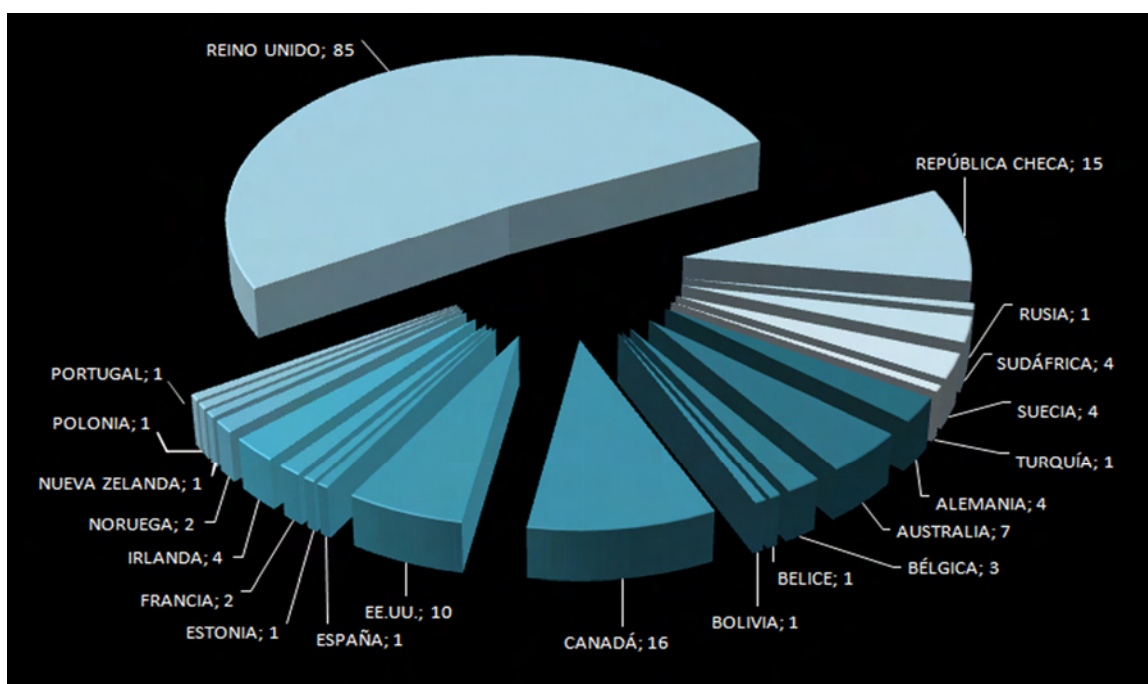


Figura 49. Distribución de los yacimientos de conuláridos por países

8.4- Estudio de las etiquetas

En el estudio museístico de la colección se ha tenido en cuenta sus etiquetas (figura 50), las cuales poseen más del 90% de los especímenes. Estas etiquetas no nos indican únicamente su posición estratigráfica y geográfica, si no que también nos cuentan la historia de la colección, formando una fuente de información que incrementa el valor de la misma.

Estas etiquetas pueden estar normalizadas o no por el NHM, o ser procedentes de otras colecciones. En el contexto general se ha podido observar que dominan dos tipos de etiquetas: las convencionales del NHM que figuran anexas a cada ejemplar; y las adheridas, en las que se cita la colección de procedencia y horizonte estratigráfico. Dentro de estos tipos hay una gran variedad dependiendo del tipo de escritura (mano o imprenta), tipo de tinta (sello, plumilla, lápiz, bolígrafo), el color de la tinta (negro, azul y rojo), o si son de papel o cartulina, y el color de las mismas.

Desde un punto de vista histórico se observan identificaciones desde la época de Slater (1907), que gracias a una carta que se guarda de ella (figura 38), se ha podido estudiar su caligrafía y ver que coincide con fragmentos de papel en los que está la determinación y la figura en la que aparece en su monografía sobre los conuláridos británicos. Estos fragmentos de papel pueden tener una forma irregular como consecuencia de haber sido cortados a mano. Las últimas etiquetas son del Prof. Heyo Van Iten (Hanover College, Indiana) que dejó en tres especímenes a principios de 2007. En el caso de ejemplares procedentes de otros museos, se custodian las etiquetas identificativas de los mismos.

Tipifiquemos las etiquetas según su orden de importancia:

TIPO 1: Son las etiquetas convencionales del NHM (figura 50A). Son identificativas en la que se guardan los mismos campos de información, que pueden o no estar completos. Estos son: (1) la determinación; (2) horizonte estratigráfico; (3) localidad geográfica; (4) procedencia y fecha de adquisición; y (5) sigla. En el caso de ser especímenes tipo, como es el caso de los ejemplares de Slater (1907), se indica en alguna parte de la etiqueta, incluso en su parte posterior, o se le añade otra adicional. Son cuadradas, de papel blanco, con una medida estándar de 45 x 45 milímetros y realizadas en tinta negra. Tienen una línea negra a dos milímetros del borde enmarcando la etiqueta. Se han podido observar tres tipos de caligrafías distintas, escritas con plumilla, bolígrafo o lapicero; o pueden tener la impronta de un sello (figura 50B) en el sentido diagonal de la etiqueta para indicar que es la determinación original de Slater (1907) y con las palabras "*Miss I. L. Slater determination*", pero son posteriores a la autora, ya que la caligrafía de la determinación coincide con el registro de ejemplares provenientes de colecciones de 1960. Las demás caligrafías se intercalan con la misma, que es la más abundante. Por lo tanto las etiquetas se llevaron a cabo a posteriori del año 1960, de ahí que su deterioro apenas es perceptible.



Figura 50. Tipos de etiquetas y tipo de sigla de la colección del NHM

TIPO 2: Etiquetas del NHM que se colocan pegadas a los pies de los soportes de madera de algunos especímenes (figura 50C). De forma cuadrangular, pero sus medidas están en función del tamaño del espécimen. Al igual que el anterior tipo también son de papel blanco y tienen un borde con una línea negra que enmarca la etiqueta. Suelen tenerlas los ejemplares bien conservados y que han sido figurados, por lo que pone autor, publicación y figura. Son de imprenta. No tienen procedencia museística. Estas etiquetas son las que mostraban los

ejemplares expuestos al público en el *Geological Museum*, ahora *Earth Galleries*, en el siglo XIX y primer tercio del XX.

TIPO 3: Etiquetas del NHM, cuadrangulares, de papel blanco, escritas a mano o de imprenta en tinta negra, adheridas a los especímenes en su parte posterior con la siguiente y única información: “*Starfish Bed. Upper Bala. GRAY*” (figura 51) y están sin siglar. En el caso de las escritas a mano, pueden variar su tamaño, adaptándose a la medida del fósil en cuestión, y todas escritas con la misma caligrafía y a plumilla; y ya en las de imprenta guardan una estandarización de unos 15 x 7 milímetros (figura 51). Estos ejemplares pertenecen a la *Mrs. Robert Gray Collection*, y nos lo corrobora la posición estratigráfica (Starfish Bed) indicada, que es la misma donde Elisabeth Gray recogió todos sus fósiles, en Girvan (Escocia). Con esta procedencia hay dos fechas de entrada 1920 o 1937, y es aquí donde ya no se puede adjudicar un año. El grueso de la colección procede de 1920 y suele figurar en todas las etiquetas, pero en el caso de 1937 sólo hay tres ejemplares, así que podría ser del mismo año del ingreso de la mayoría, o puede que del segundo bloque, época en la que el conservador a cargo de la colección no pudiera ofrecer el tiempo suficiente para su registro. Representan el 7% de la colección.



Figura 51. Conuláridos con etiqueta adherida, de imprenta

TIPO 4: Etiquetas adheridas, de papel blanco, cuadrangulares y de diversas medidas, pertenecientes a las colecciones de partida (otros museos) (figura 50D) que se sitúan en la parte dorsal del ejemplar. Escritas a mano, con plumilla y en negro, en las que aparece toda la información a excepción del año de adquisición por parte del organismo previo. Una puntualización a hacer es que aparecen en los ejemplares de mayor dimensión, lógicamente,

al ser etiquetas mayores de 60 milímetros de ancho (*Metaconularia pyramidata* [Hoeninghaus, 1832]).

TIPO 5: Etiquetas circulares, de papel blanco, escritas a mano, a lapicero o bolígrafo, rojo o negro. Estas etiquetas están en la tapa de pequeños frascos donde se localizan los ejemplares, de ahí su forma (figura 50E). Suelen tener un diámetro de 28,90 milímetros. En ellas se encuentra la determinación y la sigla.

TIPO 6: Etiquetas poligonales de seis lados desiguales, escritas a plumilla y muy deterioradas, cuyos lados miden aproximadamente entre 15 y 27,5 milímetros. Están realizadas en cartulina de color blanco (figura 50F). Sólo figura la determinación y la sigla. Probablemente pertenecían a la caja donde se incluiría el espécimen.

TIPO 7: Determinaciones originales de Slater (1907) escritas a plumilla negra sobre papel blanco. Están en papel rasgado, cuya apariencia es la de haber sido recortado a mano (figura 50G), por lo que el tamaño es muy variable. A esta determinación se le añadió posteriormente, con una grafía distinta, la sigla del espécimen. Debieron de estar adheridos, al ejemplar en cuestión, por celofán. En ella figura, además de la determinación, la figura y páginas donde son descritos en la obra *Monograph of British Conulariae*.

TIPO 8: Aquí se van a englobar todas las etiquetas con las determinaciones de las distintas colecciones de las que provienen, las cuales están en papel blanco y azul, y escritas a plumilla negra. Son tan variadas como el número de procedencias (figuras 50H-50J). Las hay con y sin formato predeterminado. En ellas se guardan el mismo tipo de información que las convencionales del NHM.

TIPO 9: Engloban todas las etiquetas adjuntas de las revisiones de los ejemplares en los últimos 32 años. Así está la redeterminación que llevó a cabo K. Brood en 1976, sobre el *hipotipo* de *Conularia aspersa* Lindström, 1884 (Slater, 1907: 19-20, pl. 1: fig. 5) como *Metaconularia slateri*, en la que colocó una etiqueta estandarizada en papel blanco, del *Naturhistoriska Riksmuseet (Swedish Museum of Natural History)* de Estocolmo que incluye los campos habituales (sigla, determinación, horizonte estratigráfico, localidad, autor de la determinación y año) y con un diseño similar al formato del NHM. Posteriormente, J. Mortin, en 1984, estudia 52 especímenes que redeterminó y escribió en fragmentos de papel blanco rayado, con bolígrafo azul (figura 50K) en los que figura redeterminación, autor y año, pero sin formato alguno. Y últimamente, el Dr. Heyo Van Iten (Hanover College, Indiana) (figura 50L) con formato del NHM, estructuradas con sigla, determinación, autor y fecha de la misma. Son rectangulares y tienen una dimensión de 82 x 40 milímetros y están escritas con bolígrafo azul.

TIPO 10: Etiquetas con puntualizaciones morfológicas de los ejemplares a los cuales están asociados. Sin fecha, ni determinación, ni ningún otro tipo de información. Realizadas en cartulinas blancas y escritas a plumilla. Sin ningún formato, siendo variadas de tamaño, acorde al volumen de información que transmiten (figura 50M). Y etiquetas con la capa estratigráfica y localidad donde aparecen sin ningún tipo, tampoco, de formato. En papel originalmente blanco (figura 50N).

Y para terminar se citará que la mayoría de los ejemplares tienen su sigla adherida con una pegatina amarilla oval en papel algodón rotulado en tinta china con un ancho de diez milímetros y alto de 7,5 milímetros (figura 50Ñ), que en el caso de ser tipos tienen además una pegatina circular en rojo o verde de 5 a 6 milímetros. Hay un total de 13 especímenes sin la pegatina correspondiente de la sigla que tiene pintado un número sobre el mismo ejemplar con rotulador indeleble negro o pintura plástica blanca, con el consiguiente menoscabo del material.

En general, cada uno de los ejemplares tiene su sigla en una pegatina amarilla, etiqueta de procedencia, y etiqueta normalizada del NHM. En caso de haber sido determinado o redeterminado, figurarán anexas las etiquetas correspondientes. Es de destacar el deterioro de las etiquetas informativas más antiguas (figuras 50J, 50N).

8.5- Colección

Seguidamente se mostrará su colección con el procedimiento usual: (1) sigla del material; (2) determinación previa; (3) horizonte estratigráfico; (4) localidad geográfica; y (5) colección y fecha de adquisición.

Aparecerán por orden alfabético de los géneros y dentro de éstos de las especies, siguiendo con los especímenes tipo, y posteriormente por orden de sigla que sigue a su vez un orden cronológico. Al final de cada especie se listan los taxones con nomenclatura abierta (Bengtson, 1988).

En el caso de los ejemplares tipo se cita el autor de los mismos y la obra y figuras en las que aparecen. Se debe tener en cuenta que los tipos anteriores a esta revisión se refieren a la denominación anterior y no la actual.

Hay algunas siglas que se repiten en distintas especies, pero se diferencian por la etiqueta anexa en la que figura su horizonte estratigráfico y localización geográfica.

Antes de mostrar su colección hay que puntualizar que, a pesar de que mayoritariamente casi todos los especímenes tienen procedencia y fecha de incorporación, hay 173 de ellos sin siglar,

de los cuales 36 no tienen apenas información, y, mayoritariamente el resto (133) son de la *Mrs. Robert Gray Collection*, por lo que se deduce que proceden de la Starfish Bed (Katiense) de la región de Girvan (Escocia). Así, que sólo hay un 3,6% del que no se tiene información de estratigrafía o localidad. Estos últimos grupos los dejaremos para el final del listado de la colección por dos motivos: (1) están sin determinar; y (2) son de los que menos información tienen sobre los especímenes.

“Colección y fecha de adquisición” no representan necesariamente colecciones. Algunos son simples recolectores como investigadores del NHM (Dr. F. A. Bather, Dr. W. T. Dean y Dr. R. Jefferies).

Familia Conulariidae Walcott, 1886

Género *Archaeoconularia* Bouček, 1939

Archaeoconularia sp.

Material: PG 4448.

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Harnagian Reuscholithus reuschi Zone (Hirnantense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Horderley, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Dr. W. T. Dean, 1956.

Archaeoconularia coronata (Slater, 1907)

Material tipo: G 17660 (holotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 23, pl. 3: figs. 1a-c).

Determinación previa: *Conularia coronata* Slater.

Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio.

Distribución geográfica: Ritton Castle, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Rev. C. Croft, 1873.

Material: G 7736.

Determinación previa: *Conularia coronata* Slater.

Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio.

Distribución geográfica: Llandrindod Wells, en Powys (Gales).

Colección y fecha de adquisición: Rev. C. Croft, 1873.

Archaeoconularia fecunda (Barrande, 1867)

Material: 80220a-c.

Determinación previa: *Conularia sosia* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage E* de Barrande (Silúrico).

Distribución geográfica: Sedlec (= Sedletz) (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80220d.
Determinación previa: *Conularia sosia* Barrande.
Distribución estratigráfica: *Étage E* de Barrande (Silúrico).
Distribución geográfica: St. Ivan (= Sv. Jan) (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80220e.
Determinación previa: *Conularia sosia* Barrande.
Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).
Distribución geográfica: República Checa.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80223, 80223a-d, 80223f-h.
Determinación previa: *Conularia fecunda* Barrande.
Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).
Distribución geográfica: Lodénice (= Lodenitz) (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: Dr. J. Barrande, 1856.

Archaeoconularia homfrayi (Salter, 1866)

Material tipo: G 774 (neotipo). Ver lám. 4: figs.1-2.
Determinación previa: *Conularia homfrayi*.
Distribución estratigráfica: Tremadociense (Ordovícico Inferior).
Distribución geográfica: Tu-Hynt-Yr-Bwlch, en Carnarvonshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: D. Homfray, 1882.

Material: 73320.
Determinación previa: *Conularia homfrayi*.
Distribución estratigráfica: Tremadociense (Ordovícico Inferior).
Distribución geográfica: Garth, en Carnarvonshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: J. Parrot, 1874.

Archaeoconularia insignis (Barrande, 1867)

Material: Sin siglar.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Archaeoconularia llanvirnensis (Hicks, 1875)

Material tipo: G 1523 (neotipo). Ver lám. 5: figs.1-3.
Determinación previa: *Conularia llanvirnensis*.
Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio.
Distribución geográfica: St. David's, en Pembrokeshire (Gales).

Colección y fecha de adquisición: Dr. H. Hicks, 1884.

Género *Calloconularia* Sinclair, 1952

Calloconularia cf. *holdenvillae* (Girty, 1911)

Material: G 43183.

Determinación previa: *Calloconularia*.

Distribución estratigráfica: Pennsylvaniense (Carbonífero).

Distribución geográfica: Graham (Texas).

Colección y fecha de adquisición: *The Percy Sladen Trust Expedition*, 1921, y recogido por D. M. S. W. Watson, 1915.

Género *Climacoconus* Sinclair, 1942

Climacoconus cf. *bottnicus* (Holm, 1893)

Material: G 46639.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Lower Ardmillan series (Hirnantense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Balclatchie, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821

Conularia albertensis Reed, 1925

Material: T72.

Determinación previa: *Conularia africana albertensis* Reed.

Distribución estratigráfica: Devónico ?.

Distribución geográfica: Andes Centrales.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Conularia breviconventa Slater, 1907

Material tipo: G 17667 (holotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 39, pl. 5: figs. 12a-c, 13).

Determinación previa: *Conularia breviconventa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 6272.

Determinación previa: *Conularia breviconventa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 21394.

Determinación previa: *Conularia brevisconventa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: May Hill, en Gloucestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: Sin siglar.

Determinación previa: *Conularia brevisconventa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico) ?.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Conularia bundenbachia Richter & Richter, 1930

Material tipo: PG 4201 (topotipo). Descrito por Richter & Richter (1930: p. 163). Ver lám. 6: figs.3-6.

Determinación previa: *Conularia bundenbachia* Richter.

Distribución estratigráfica: Hunsrückschiefer (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Bundenbach, en Hunsrück (Alemania).

Colección y fecha de adquisición: W. M. Lechmann, 1935.

Conularia crassa Slater, 1907

Material tipo: G 6271 (holotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 31, pl. IV: figs. 4a-b).

Determinación previa: *Conularia crassa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Johnson Collection*, 1886.

Material tipo: 47838 (paratipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 32, pl. IV: figs. 6a-b).

Determinación previa: *Conularia crassa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 73898.

Determinación previa: *Conularia crassa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 6270.

Determinación previa: *Conularia crassa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Johnson Collection*, 1886.

Material: G 20658.

Determinación previa: *Conularia crassa* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock Beds (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Caroline Birley, 1907.

Conularia desiderata Hall, 1861

Material: PG 4317.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Ludloville Formation (Devónico Medio).

Distribución geográfica: Schoharie (Nueva York).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres, 1911.

Conularia destinezi Moreels, 1888

Material: PG 4361.

Determinación previa: *Conularia destinezi* Moreels .

Distribución estratigráfica: Facies Namuriense (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Parc de M. Van Zuylen, Liège (Bélgica).

Colección y fecha de adquisición: *Musé Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 1935.

Conularia forbesi sp. nov.

Material tipo: PG 4461 (holotipo). Ver lám. 7: figs.4-6.

Determinación previa: *Conularia forbesi*.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Andes Centrales (Bolivia).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres (*David Forbes Collection*), 1911.

Conularia gemuendina Richter & Richter, 1930

Material tipo: PG 4200 (neotipo). Ver lám. 8: figs. 1-2.

Determinación previa: *Conularia gemündina* Richter.

Distribución estratigráfica: Hunsrückschiefer (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Gemünden, en Hunsruck (Alemania).

Colección y fecha de adquisición: W. M. Lechmann, 1935.

Conularia gerolsteinensis Archiac & Verneuil, 1842

Material tipo: G 4512 (neotipo). Ver lám. 8: figs.3-4.

Determinación previa: *Conularia gerolsteinensis* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Devónico Inferior.

Distribución geográfica: Gerolstein, en Eifel (Alemania).

Colección y fecha de adquisición: J. E. Lee, 1885.

Conularia mediorhenana Fuchs, 1915

Material: G 29331.

Determinación previa: *Conularia mediorhenana*.

Distribución estratigráfica: Devónico Inferior.

Distribución geográfica: Bundenbach, en Hunsruck (Alemania).

Colección y fecha de adquisición: B. Stürtz, 1922.

Conularia montana Priestersbach, 1925

Material: PG 4462.

Determinación previa: *Conularia montana*.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Andes Centrales (Bolivia).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres (*David Forbes Collection*), 1911.

Conularia niagarensis Hall, 1852

Material: G 4671.

Determinación previa: *Conularia niagarensis* Hall.

Distribución estratigráfica: Niagara Group (Ludlow, Silúrico).

Distribución geográfica: Hamilton (Ontario).

Colección y fecha de adquisición: *C. C. Grant Collection*, 1885.

Material: G 14826, G 16813.

Determinación previa: *Conularia niagarensis* Hall.

Distribución estratigráfica: Niagara Group (Ludlow, Silúrico).

Distribución geográfica: Ontario.

Colección y fecha de adquisición: *C. C. Grant Collection*, 1903.

Material: G 19621, G 19622.

Determinación previa: *Conularia niagarensis* Hall.

Distribución estratigráfica: Niagara Group (Ludlow, Silúrico).

Distribución geográfica: Ontario.

Colección y fecha de adquisición: *C. C. Grant Collection*, 1908.

Material: 63983.

Determinación previa: *Conularia niagarensis* Hall.

Distribución estratigráfica: Ludlow-Prídoli (Silúrico).

Distribución geográfica: Kentucky.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Conularia perneri Želízko, 1911

Material: G 29332 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia perneri* Želízko.

Distribución estratigráfica: Devónico Inferior.

Distribución geográfica: Kosov (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: *A. Schubert Collection*, 1922.

Conularia planiseptata Slater, 1907

Material tipo: G 46844 (sintipo de Slater, designado como lectotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: 35-36, pl. 5: figs. 1a-b). Ver lám. 9: figs.1-2.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46704-G 46708, G 46723-G 46734, G 46750-G 46756, G 46815-G 46843, G 46845, PG 4250.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46693-G 46703, G 46709-G 46715, G 46735-46739.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46848-G 46850.

Determinación previa: *Conularia plicata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46852-G 46853.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Mulloch Hill Group (Llandovery, Silúrico).

Distribución geográfica: Mulloch Hill, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46854-G 46859.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Saugh Hill Group (Llandovery, Silúrico).

Distribución geográfica: Wooland Point, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46860-G 46878.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Saugh Hill Group (Llandovery, Silúrico).

Distribución geográfica: Wooland Point, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: PG 4214.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Hirnantense (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Graig Wen Qy, en Montgomeryshire (Gales).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: PG 5091-PG 5111, PG 5192, PG 5195.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: Sin siglar tres ejemplares.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Facies Llandeilo (Darriwillense, Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Balclatchie, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: Sin siglar.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: 250038.

Determinación previa: *Conularia planiseptata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: S. Morris y R. Jefferies, 1979.

Conularia plicata Slater, 1907

Material tipo: G 46763-G 46764 (sintipos). Descritos y figurados por Slater (1907: 31-32, pl. 4: figs. 2-3).

G 46763 (lectotipo) y G 46764 (paralectotipo), ver lám. 13: figs. 1-4.

Determinación previa: *Conularia plicata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46757-G 46762.

Determinación previa: *Conularia plicata* Slater.

Distribución estratigráfica: Whitehouse Group (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46765-G 46791, G 46846-G 46847

Determinación previa: *Conularia plicata* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Conularia proteica Barrande, 1867

Material: 80214.

Determinación previa: *Conularia proteica* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage E* de Barrande (Silúrico).

Distribución geográfica: St. Ivan (= Sv. Jan) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80225a-80225d.

Determinación previa: *Conularia proteica* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage E* de Barrande (Silúrico).

Distribución geográfica: Lodénice (= Lodenitz) y Sedlec (= Sedletz) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Conularia sica sp. nov. [sic]

Material: PG 4463.

Determinación previa: *Conularia sica*.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Andes Centrales (Bolivia).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres (*David Forbes Collection*), 1911.

Conularia simplex Barrande, 1867

Material: PG 4464.

Determinación previa: *Conularia simplex*.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Andes Centrales (Bolivia).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres (*David Forbes Collection*), 1911.

Conularia subcarbonaria Meek & Worthen, 1865

Material: G 35 (tres ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia subcarbonaria* Meek & Worthen.

Distribución estratigráfica: Keokuk Group (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Floyd (Indiana).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 38 (diez ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia subcarbonaria* Meek & Worthen.

Distribución estratigráfica: Keokuk Group (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Floyd (Indiana).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 24853.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Mississippiense (Carbonífero).

Distribución geográfica: Crawfordsville (Indiana).

Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Conularia subparalela Sandberger, 1847

Material: G 19560.

Determinación previa: *Conularia subparalela* Sandberger.

Distribución estratigráfica: Devónico Inferior.

Distribución geográfica: Winterberg, al NO de Harz (Alemania).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Conularia trentonensis Hall, 1847

Material: G 19919-G 19920.

Determinación previa: *Conularia trentonensis*.

Distribución estratigráfica: Trenton Limestone (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Belleville (Ontario).

Colección y fecha de adquisición: W. R. Smith, 1909.

Material: G 24840-G 248241.

Determinación previa: *Conularia trentonensis*.

Distribución estratigráfica: Utica Shale (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Manitoulin Island (Ontario).

Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Material: G 24842-G 248244.

Determinación previa: *Conularia trentonensis* Hall.

Distribución estratigráfica: Trenton Formation (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Montmorency (Québec).

Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Material: G 24852.

Determinación previa: *Conularia trentonensis* Hall ?.

Distribución estratigráfica: Trenton Limestone (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Peterborough (Ontario).

Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Material: G 27877.

Determinación previa: *Conularia trentonensis* Hall.

Distribución estratigráfica: Trenton Limestone (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Calborne (Ontario).

Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Conularia undulata Conrad, 1841

Material: 66374.

Determinación previa: *Conularia grandis* Roemer.

Distribución estratigráfica: Marcellus Slate (Devónico Medio).

Distribución geográfica: Cazenovia, en Madison (Nueva York).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Conularia sp.

Material: 55624.

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Lauzon (Québec).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80216 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Ordovícico Superior.

Distribución geográfica: República Checa.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 34.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Keokuk Group (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Crawfordsville (Indiana).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 1710.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Devónico.

Distribución geográfica: Hottenberg Bay (Sudáfrica).

Colección y fecha de adquisición: W. E. Balston, 1885.

Material: G 7036.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 7374.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Wenlock Shales (Silúrico).

Distribución geográfica: Builwas Bridge, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 12573.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley ?, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 14619.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Mississippian (Carbonífero).

Distribución geográfica: Gut of Canso (Nueva Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 15287, G15289-G 15292, G 15295.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Budleigh Salterton Pebble Beds (Triásico Inferior).

Distribución geográfica: Budleigh - Salterton, en Devonshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 15293.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Budleigh Salterton Pebble Beds (Triásico Inferior).

Distribución geográfica: Budleigh - Salterton, en Devonshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin colección de procedencia, año 1903.

Material: G 19553.

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19557.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Devónico.

Distribución geográfica: España.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 22063.

Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Bloques de *Chasmops macrurus* limestone (Ordovícico Medio).
Distribución geográfica: Trenched brook al O de Halterstad church (Öland).
Colección y fecha de adquisición: Dr. F. A. Bather, 1907.

Material: G 22462.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Carrigaline, en Cork (Irlanda).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 22494-G 22495.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Midleton, en Cork (Irlanda).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 23290, G 46823, G 46841, PG 4376.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 23897.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Devónico Superior.
Distribución geográfica: Anchor Wood, en Devonshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 24845-G 24846.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: Niagara Group (Ludlow, Silúrico).
Distribución geográfica: Dundas (Ontario).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 24847-G 24849.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Niagara Group (Ludlow, Silúrico).
Distribución geográfica: Rockwood (Ontario).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 24860.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: *Agnostus* Shales (Cámbrico Superior).
Distribución geográfica: Krekling, en Oslo (Noruega).
Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Material: G 41204.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Pendleside series (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Congleton Edge, en Cheshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 41205.

Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Facies Viseense (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Castleton, en Derbyshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 41206.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Calciferous Sandstone Measures (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Glencarholm, Dumfriesshire (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 43180-G 43183.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Balclatchie Group (Sandbiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Ardmillan, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *The Percy Sladen Trust Expedition*, 1921, y recogido por D. M. S. W. Watson, 1915.

Material: G 46610-G 46611.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Stinchar limestone (Ordovícico Medio).
Distribución geográfica: Craighead, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 46659- G 46660.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Balclatchie Group (Sandbiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Ardmillan, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46661.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Whitehouse Group (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Whitehouse Bay, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 46751.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Sin localidad.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 6860-G 6864.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: Llandovery (Silúrico).
Distribución geográfica: Wooland Point, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: GG 21816, GG 21818.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: Silúrico.
Distribución geográfica: Nantglyn, en Denbighshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: GG 21817.
Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Silúrico.
Distribución geográfica: Nantglyn, en Denbighshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: P 46612-P 46617.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Stinchar limestone (Ordovícico Medio).
Distribución geográfica: Craighead, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Devónico.
Distribución geográfica: Port Arthur Cone Padshow, en Cornwall (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4215.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: *Calymene quadrata* beds (Hirnantense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Merford, en Montgomeryshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: K. P. Oakley, 1937.

Material: PG 4252.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: *Crangopsis* Bed (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Perdross, en Fifeshire (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4319.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Carbonífero.
Distribución geográfica: Big Rock, en Shubenacadia (Nueva Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4320.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Carbonífero.
Distribución geográfica: Big Rock (Nueva Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres (*Sir C. Lyell Collection*), 1911.

Material: PG 4324-PG 4327.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Sin determinar.
Distribución geográfica: Bras Lior Lake, en Cape Breton Island (Nueva Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4346-PG 4347.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: *Leptaena* Limestone (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Bodabacken, en Dalerchia (Suecia).
Colección y fecha de adquisición: Dr. F. A. Bather, 1911.

Material: PG 4350.
Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Daleje Shale (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Snorgerka (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Dr. F. A. Bather, 1923.

Material: PG 4351.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: *Étage H* de Barrande (Devónico Medio).

Distribución geográfica: Hlubocepy, próximo a Praga (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4352-PG 4358.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: *Étage G2* de Barrande (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Hlubocepy, próximo a Praga (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4404.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Makal Series, Calcareous Shale (Carbonífero-Pérmico).

Distribución geográfica: Mountain Pine Ridge (Belice).

Colección y fecha de adquisición: *British Honduras Geological Survey (C. L. Dixon Collection)*, 1953.

Material: PG 4442-PG 4443.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Mississippian (Carbonífero).

Distribución geográfica: Eskdale, en Cumberland (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4445, PG 4447.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: *Reuscholithus reuschi* Zone (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Horderley, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4449.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: *Reuscholithus reuschi* Zone (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Horderley, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Dr. W. T. Dean, 1956.

Material: PG 4453.

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: *Onnia superba* zone (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: River Onny, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Dr. W. T. Dean, 1956.

Material: PG 4476.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4500 (tres ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: *Gothograptus nassa* zone (Ludlow, Silúrico).

Distribución geográfica: Pragowric, en Montes de la Santa Cruz (Polonia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 43708.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Buildwas beds (Wenlock, Silúrico).

Distribución geográfica: Buildwas, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 64216.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: *Calymene quadrata* beds (Hirnantense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Llanfyllin, en Montgomeryshire (Gales).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: R 50312.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Craighead Limestone (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Craighead Quarry, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 22 (dos ejemplares con esta sigla).

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: dos ejemplares sin siglar.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Floiense (Ordovícico Inferior).

Distribución geográfica: Le Foulon, Hérault (Francia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Ctenoconularia Sinclair, 1952

Ctenoconularia cunctata (Reed, 1933)

Material: PG 4313. Ver lám. 14: figs. 1-3

Determinación previa: *Conularia cunctata*.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1937.

Ctenoconularia triangularis (Slater, 1907)

Material tipo: G 19143 (holotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 28, pl. 3: fig. 12).

Determinación previa: *Conularia triangularis* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin determinar.

Ctenonularia hispida (Slater, 1907)

Material tipo: G 10041 (holotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 28, pl. 3: figs. 9a-b). Ver lám. 15: figs. 1-3.

Determinación previa: *Conularia hispida* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock Beds (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin determinar.

Material tipo: G 11796 (paratipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 28, pl. 3: fig. 10).

Determinación previa: *Conularia hispida* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *G. H. Piper Collection*, 1898.

Material tipo: G 46840 (paratipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 28, pl. 3: fig. 11). Ver lám. 15: figs. 6-9.

Determinación previa: *Conularia hispida* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 19129.

Determinación previa: *Conularia hispida* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *John Gray Collection*, 1861.

Material: G 46656-G 46858.

Determinación previa: *Conularia hispida* Slater.

Distribución estratigráfica: Balclatchie Group (Sandbiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Ardmillan, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46662-G 46671, G 46836-G 46837.

Determinación previa: *Conularia hispida* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46837.

Determinación previa: *Conularia hispida* Slater.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Eoconularia Sinclair, 1943

Eoconularia linnarssoni (Holm, 1893)

Material: G 46605-G 46609.

Determinación previa: *Conularia linnarssoni* Holm.

Distribución estratigráfica: Stinchar limestone (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Craighead, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46618-G 46629.

Determinación previa: *Conularia linnarssoni* Holm.

Distribución estratigráfica: Llandeilo (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Craighead, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46630-G 46633, G 46635-G 46637.

Determinación previa: *Conularia linnarssoni* Holm.

Distribución estratigráfica: Balclatchie Group (Sandbiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Dow Hill, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46638-G 46655.

Determinación previa: *Conularia linnarssoni* Holm.

Distribución estratigráfica: Balclatchie Group (Sandbiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Balclatchie, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46845.

Determinación previa: *Conularia linnarssoni* Holm.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: PG 4217.

Determinación previa: *Conularia homfrayi* ?

Distribución estratigráfica: Tremadociense (Ordovícico Inferior)

Distribución geográfica: Nanty Caios, en Carmarthen (Gales)

Colección y fecha de adquisición: M. C. Crosfield, 1937

Material: PG 5112.

Determinación previa: *Conularia linnarssoni* Holm.

Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio.

Distribución geográfica: Balclatchie, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Mesoconularia Bouček, 1939

Mesoconularia elegans (Slater, 1907)

Material tipo: G 17665 (holotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: 39-40, pl. 5: fig. 14)

Determinación previa: *Conularia elegans* Slater.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Farlow, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Thomas Baugh Collection*, 1870.

Material: 97842.

Determinación previa: *Conularia elegans* Slater.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Farlow ?, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Thomas Baugh Collection*, 1870.

Mesoconularia fragilis (Barrande, 1867)

Material: G 4067.

Determinación previa: *Mesoconularia fragilis* Barrande.

Distribución estratigráfica: Koneprusy Limestone (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Konéprusy (= Konieprus) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Dr. V. Fric, 1885.

Material: Sin siglar.

Determinación previa: *Mesoconularia fragilis* Barrande.

Distribución estratigráfica: Koneprusy Limestone (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Konéprusy (= Konieprus) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia Foerste, 1928

Metaconularia anomala (Barrande, 1867)

Material: 80388 (tres ejemplares con la misma sigla), 80219k-l.

Determinación previa: *Conularia anomala* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: Veselá (= Wesela) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Dr. J. Barrande, 1856.

Material: G 1478 (tres ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia anomala* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Drabov (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: B. Stürtz, 1884.

Material: G 10045.

Determinación previa: *Conularia anomala* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: Veselá (= Wesela) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: F. H. Butler, 1889.

Material: 80215a-f.

Determinación previa: *Conularia rugulosa* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80219.

Determinación previa: *Conularia anomala* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80219a-b (es el mismo ejemplar, molde positivo y negativo), 80219c (dos ejemplares con la misma sigla), 80219d-j.

Determinación previa: *Conularia anomala* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80219n.

Determinación previa: *Conularia anomala* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: Veselá (= Wesela) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80386a-f, 80387a-h.

Determinación previa: *Conularia anomala* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia aspersa (Lindström, 1884)

Material: G 4603-G 4604. Descritos y figurados por Slater (1907: 19-20, pl. 1: figs. 6a-c, 7).

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: J. E. Lee, 1885.

Material: G 5373. Descrito y figurado por Slater (1907: 19-20, pl. 1: fig. 5).

Determinación previa: *Metaconularia slateri* (Brood).

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 12243.

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Dr. F. A. Bather, 1901.

Material: G 12576, G 12577 (dos ejemplares con la misma sigla), G 12578 (dos ejemplares con la misma sigla), G 12579.

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Leintwardine, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *G. H. Morton Collection* (Miss Morton), 1900.

Material: G 12238.

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: F. H. Butler, 1911.

Material: PG 4436-PG 4437.

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Ludlow Museum Collection*, 1939.

Material: PG 4438-PG 4440.

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Ludlow Museum Collection*, 1947.

Material: 38342 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Leintwardine, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Mr. Marston, sin año registrado.

Material: GG 21815.

Determinación previa: *Metaconularia aspersa* G. Lindström.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Nantglyn, en Denbighshire (Gales).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia consobrina (Barrande, 1855)

Material: 80221a-d.

Determinación previa: *Conularia consobrina* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia exquisita (Barrande, 1867)

Material: 80217a, 80217c-d.

Determinación previa: *Conularia bohémica* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: Vráž (= Wraž) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Dr. J. Barrande, 1856.

Material: 80217b.

Determinación previa: *Conularia bohémica* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: Lodénice (= Lodenitz) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Dr. J. Barrande, 1856.

Material: 80222a-f.

Determinación previa: *Conularia exquisita* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: Lodénice (= Lodenitz) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80389a-d.

Determinación previa: *Conularia bohémica* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: República Checa.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80390.

Determinación previa: *Conularia bohémica* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: Vráž (= Wraž) (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80391a-c.

Determinación previa: *Conularia bohémica* Barrande.

Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).

Distribución geográfica: República Checa.

Colección y fecha de adquisición: Dr. J. Barrande, 1856.

Metaconularia imperialis (Barrande, 1867)

Material: G 22225.

Determinación previa: *Conularia imperialis* Barrande ?

Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio.

Distribución geográfica: Karýzek (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Prof. Klouček, 1912.

Material: Sin siglar (cinco ejemplares).

Determinación previa: *Conularia imperialis* Barrande.

Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio.

Distribución geográfica: Karýzek (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia microscopica (Slater, 1907)

Material tipo: G 17668 (paratipo). Descrito y figurado por Slater (1907: 24-25, pl. 2: fig.7).

Determinación previa: *Conularia microscopica* Slater.

Distribución estratigráfica: Wenlock Shales (Silúrico).

Distribución geográfica: Buildwas, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 15707-G 15714, G 17507-G 17508.
Determinación previa: *Conularia microscopica* Slater.
Distribución estratigráfica: Wenlock Shales (Silúrico).
Distribución geográfica: Buildwas, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: *Anstice Collection*, 1906.

Material: G 7374.
Determinación previa: *Conularia microscopica* Slater.
Distribución estratigráfica: Wenlock Shales (Silúrico).
Distribución geográfica: Buildwas, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia modesta (Barrande, 1867)

Material: 80224a-c.
Determinación previa: *Conularia modesta* Barrande.
Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).
Distribución geográfica: Winica, en Trubín (= Trubín) (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia aff. modesta (Barrande, 1867)

Material: G 22224.
Determinación previa: *Conularia modesta* Barrande?
Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio.
Distribución geográfica: Osek (= Vosek) (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: Prof. Klouček, 1912.

Metaconularia punctata (Slater, 1907)

Material tipo: G 46879 (sintipo y designando lectotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: 20-21, pl. 1: figs. 12a-b). Ver lám. 22: figs. 1-2.
Determinación previa: *Conularia punctata* Slater.
Distribución estratigráfica: Saugh Hill Group (Llandovery, Silúrico).
Distribución geográfica: Wooland Point, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material tipo: G 46880 (sintipo y designando paralectotipo). Descrito por Slater (1907: 20-21).
Determinación previa: *Conularia punctata* Slater.
Distribución estratigráfica: Penkill Group (Llandovery, Silúrico).
Distribución geográfica: Penkill, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material tipo: G46881 (sintipo y designando paralectotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: 20-21, pl. 1: figs. 10-11). Ver lám. 22: figs. 3-4.
Determinación previa: *Conularia punctata* Slater.
Distribución estratigráfica: Penkill Group (Llandovery, Silúrico).
Distribución geográfica: Penkill, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material tipo: G 46882 (sintipo y designando paralectotipo). Descrito por Slater (1907: 20-21).
Determinación previa: *Conularia punctata* Slater.

Distribución estratigráfica: Penkill Group (Llandovery, Silúrico).
Distribución geográfica: Penkill, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Metaconularia cf. *punctata* (Slater, 1907)

Material: G 21334-G 21335.
Determinación previa: *Conularia*.
Distribución estratigráfica: Floiense (Ordovícico Inferior).
Distribución geográfica: Dwyros Farm, en Carnarvonshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: F. H. Butler, 1911.

Metaconularia pyramidata (Hoeninghaus, 1832)

Material tipo: C 3408d (neotipo). Ver lám. 23: figs. 1-2.
Determinación previa: *Conularia pyramidata* Hoeninghaus.
Distribución estratigráfica: Grés de May (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).
Colección y fecha de adquisición: *Dr. Ogier Ward Collection*, 1869.

Material: C 3406.
Determinación previa: *Conularia pyramidata* Hoeninghaus.
Distribución estratigráfica: Grés de May (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).
Colección y fecha de adquisición: *T. Tesson Collection*, 1857.

Material: C 3407.
Determinación previa: *Conularia pyramidata* Hoeninghaus.
Distribución estratigráfica: Grés de May (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).
Colección y fecha de adquisición: S. P. Pratt, 1857.

Material: C 3408a-c.
Determinación previa: *Conularia pyramidata* Hoeninghaus.
Distribución estratigráfica: Grés de May (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).
Colección y fecha de adquisición: *Dr. Ogier Ward Collection*, 1869.

Material: C 3409a-b.
Determinación previa: *Conularia pyramidata* Hoeninghaus.
Distribución estratigráfica: Grés de May (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 15288, G 15294.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Budleigh Salterton Pebble Beds (Triásico Inferior).
Distribución geográfica: Budleigh - Salterton, en Devonshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: *W. Vicary Collection*, 1903.

Material: PG 4465-PG 4466.
Determinación previa: *Conularia pyramidata* Hoeninghaus.

Distribución estratigráfica: Grés de May (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).
Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres, 1911.

Material: Sin siglar.
Determinación previa: *Conularia pyramidata*.
Distribución estratigráfica: Ordovícico.
Distribución geográfica: May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).
Colección y fecha de adquisición: *Muséum national d'Histoire naturelle* de París, sin año registrado.

Metaconularia slateri (Reed, 1933)

Material: 250038.
Determinación previa: *Archaeoconularia slateri* Reed.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: South Thraive Farm, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: S. Morris & R. Jefferies, 1979.

Material: G 44672-G 44680, G 46688-G 46692, G 46792-G 46809.
Determinación previa: *Archaeoconularia slateri* Reed, 1933.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46672-G 46680, G 46681-G 46687, G 46716-G 46722, G 46740-G 46749.
Determinación previa: *Conularia*.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46810. Descrito y figurado por Slater (1907: p. 21, pl. 1: figs. 13a-b).
Determinación previa: *Conularia* sp. cf. *aspersa* Lindström.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46811.
Determinación previa: *Conularia* cf. *punctata* Slater.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46823-G 46824.
Determinación previa: *Conularia*.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: G 46825-G 46835.
Determinación previa: *Conularia* cf. *punctata* Slater.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: PG 4251.

Determinación previa: *Conularia* sp. cf. *aspersa* Lindström.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1937.

Material: PG 5113.

Determinación previa: *Archaeoconularia slateri* Reed.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1937.

Material: Sin siglar.

Determinación previa: *Archaeoconularia slateri*.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia sowerbyi (Verneuil, 1845)

Material tipo: G 11799 (neotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: 37-38, pl. 5: 9). Ver lám. 25: figs. 1-2.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 64550.

Determinación previa: *Conularia cancellata* Sandberger.

Distribución estratigráfica: Silúrico.

Distribución geográfica: Visby, en Gotland (Suecia).

Colección y fecha de adquisición: M. Lindström, 1865.

Material: G 62.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 460.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 461, G 6274, G 9779, G 69779.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 6273.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Malvern, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 6275, G 11795 (dos ejemplares con la misma sigla), G 12574.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 6327 (dos ejemplares con la misma sigla). Uno de ellos fue descrito y figurado por Slater (1907: 37-38, pl. 5: figs. 7a-b).

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 7374.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Wenlock Shales (Silúrico).

Distribución geográfica: Buildwas Bridge, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *G. R. Vine Collection*, 1891.

Material: G 10043.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Beds (Silúrico).

Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 17500-G 17504.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).

Distribución geográfica: Buildwas Bridge, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Anstice Collection*, 1906.

Material: G 11794 (tres ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia cancellata* Sandberger.

Distribución estratigráfica: Lower Lyckholm beds (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica: Oddale, al SO de Kegel (Estonia).

Colección y fecha de adquisición: Dr. F. A. Bather, 1907.

Material: G 11795, G 11800.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 11801.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Purlieu Lane, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 12181.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Bala (Hirnantense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Cynwyd, en Merionethshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 17505.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).
Distribución geográfica: Buildwas, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19552.
Determinación previa: *Conularia* sp.
Distribución estratigráfica: Ordovícico.
Distribución geográfica: Québec.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19639-G 19640.
Determinación previa: *Conularia cancellata* Sandberger.
Distribución estratigráfica: Bloques de *Chasmops macrurus* limestone (Ordovícico Medio).
Distribución geográfica: Rabeck, en Öland (Suecia).
Colección y fecha de adquisición: Dr. F. A. Bather, 1907.

Material: G 23715-G 23717, G 23725.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Trilobite zone (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Blaendinan, en Merionethshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 23718-G 23720.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Trilobite zone (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Cynwyd, en Merionethshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 23721-G 23722.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: *Orthisina* zone (Hirnantense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Cerigcoedog, en Denbighshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 23723.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: *Orthisina* zone (Hirnantense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Pont Hafodgynfor, en Denbighshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 24850-G 24851.
Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.
Distribución estratigráfica: Niagara Group (Ludlow, Silúrico).
Distribución geográfica: Grimsby, en Hamilton (Ontario).
Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Material: G 43208.

Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).
Distribución geográfica: Mocktree, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 43209.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Wenlock Shales (Silúrico).
Distribución geográfica: Onny River ?, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 43210.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).
Distribución geográfica: Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 43237.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* de Verneuil.
Distribución estratigráfica: Ludlow superior (Silúrico).
Distribución geográfica: Aldon, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4318.
Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.
Distribución estratigráfica: Niagara (Rochester) Shale (Ludlow, Silúrico).
Distribución geográfica: Lockport (Nueva York).
Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres, 1911.

Material: PG 4428. Descrito y figurado por La Touche (1884: p. 62, pl. 7: fig. 152).
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* Defrance.
Distribución estratigráfica: *Pentamerus* sandstone (Llandovery, Silúrico).
Distribución geográfica: Norbury, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: *Ludlow Museum Collection*, 1939.

Material: PG 4429.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* Defrance.
Distribución estratigráfica: Ludlow superior (Silúrico).
Distribución geográfica: Sheldenton, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4548.
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* Defrance.
Distribución estratigráfica: Acton Scott Beds (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Gretton, en Northamptonshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: Sin siglar (tres ejemplares).
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* Defrance.
Distribución estratigráfica: Wenlock (Silúrico).
Distribución geográfica: Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: Sin siglar (un ejemplar).
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* Defrance.
Distribución estratigráfica: Wenlock ? (Silúrico).

Distribución geográfica: Ludlow ?, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: Sin siglar (un ejemplar).
Determinación previa: *Conularia sowerbyi* DeFrance.
Distribución estratigráfica: Silúrico.
Distribución geográfica: Sin localidad.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia cf. *sowerbyi* (Verneuil, 1845)

Material: PG 4452.
Determinación previa: *Conularia* cf. *sowerbyi* Slater.
Distribución estratigráfica: Ordovícico Superior.
Distribución geográfica: Gretton, en Northamptonshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: Sin siglar.
Determinación previa: *Conularia*.
Distribución estratigráfica: Ordovícico.
Distribución geográfica: Hovedön, en Oslo (Noruega).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Metaconularia vesicularis (Slater, 1907)

Material: 48700.
Determinación previa: *Conularia vesicularis* (Slater).
Distribución estratigráfica: Bala (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Bwlch-y-Gasey, en Merionethshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 4684.
Determinación previa: *Conularia vesicularis* (Slater).
Distribución estratigráfica: Ordovícico Superior.
Distribución geográfica: Nantyr, en Denbighshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: J. E. Lee, 1885.

Material: G 12580.
Determinación previa: *Conularia vesicularis* (Slater).
Distribución estratigráfica: Bala (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Llangolleni, en Denbighshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19127.
Determinación previa: *Conularia vesicularis* (Slater).
Distribución estratigráfica: Ordovícico Superior.
Distribución geográfica: Acton Scott, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 46842.
Determinación previa: *Conularia vesicularis* (Slater).
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4451.

Determinación previa: *Conularia vesicularis* (Slater).

Distribución estratigráfica: Ordovícico Superior.

Distribución geográfica: River Onny, en Jack Selither (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4454.

Determinación previa: *Conularia vesicularis* (Slater).

Distribución estratigráfica: Acton Scott Beds s.str. (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Gretton, en Northamptonshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Notoconularia Thomas, 1969

Notoconularia inornata (Dana, 1849)

Material: G 5224-G 5225.

Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.

Distribución geográfica: Australia.

Colección y fecha de adquisición: Sir C. Purdom Clarke, 1889.

Material: G 17334-G 17335.

Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.

Distribución geográfica: Stony Creek, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Colección y fecha de adquisición: *Bath Royal Literary and Scientific Institution*, 1905.

Material: G 17340, G 17368.

Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.

Distribución geográfica: Maitland, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Colección y fecha de adquisición: *Museum of Practical Geology*, 1880.

Material: G 32783.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.

Distribución geográfica: Branxton, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Colección y fecha de adquisición: R. B. Newton, 1914.

Material: PG 4264-PG 4265.

Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.

Distribución estratigráfica: Cisuraliense ? (Pérmico).

Distribución geográfica: Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Colección y fecha de adquisición: *B. Dunstan Collection*, 1935.

Material: PG 4314-PG 4315.

Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.
Distribución geográfica: Coal Seam, en Nueva Gales del Sur (Australia).
Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres, 1911.

Notoconularia neozeolandensis sp. nov.

Material tipo: G 37495 (holotipo). Descrito y figurado por Trechmann (1918: p. 189, pl. 18: fig. 1). Ver lám. 27: figs. 1-2.

Determinación previa: *Conularia* cf. *laevigata* Morris.

Distribución estratigráfica: Carnian Formation (Triásico Superior).

Distribución geográfica: Otamita, en Hokonui Hills (Nueva Zelanda).

Colección y fecha de adquisición: Dr. C. T. Trechmann, 1925.

Notoconularia sp. nov.

Material: G 889.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Terranova (Canadá).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia Sinclair, 1940

Paraconularia acuta (Roemer, 1843)

Material: G 19558.

Determinación previa: *Conularia acuta* Roemer.

Distribución estratigráfica: Ibergerkalk (Devónico Superior).

Distribución geográfica: Grund, al NO de Harz (Alemania).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19559.

Determinación previa: *Conularia acuta* Roemer.

Distribución estratigráfica: Ibergerkalk (Devónico Superior).

Distribución geográfica: Winterberg, al NO de Harz (Alemania).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia acutilirata (Fletcher, 1938)

Material: G 17336.

Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.

Distribución geográfica: Nueva Gales del Sur (Australia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia africana (Sharpe, 1856)

Material tipo: PG 4278-PG 4279 (sintipos). Descritos y figurados por Sharpe (1856: p. 214, pl. 27: figs. 13a-c), Reed (1904: 247-248; 1925: p. 103) y Babcock *et al.* (1987b: 220-221, fig. 7A). El espécimen PG 4279 fue designado lectotipo por Babcock *et al.* (1987b: p. 221). Ver lám. 28: figs. 1-4.

Determinación previa: *Conularia africana* Sharpe.

Distribución estratigráfica: Bokkeveld Beds (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Cedarberg (Sudáfrica).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society*, 1911.

Material: 18 (cuatro ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 19 (cuatro ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 733 (dos ejemplares con la misma sigla), T73.

Determinación previa: *Conularia africana*.

Distribución estratigráfica: Bokkeveld Beds (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Hex River (Sudáfrica).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: PG 4280, PG 4282-PG 4286.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Bokkeveld Beds (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Cedarberg (Sudáfrica).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* (*A. G. Bain Collection*), 1911.

Material: G 19556, PG 4281.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Bokkeveld Beds (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Cedarberg (Sudáfrica).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: Sin siglar.

Determinación previa: *Conularia africana*.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: Sin siglar.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia cf. africana (Sharpe, 1856)

Material: PG 4374.

Determinación previa: *Conularia* cf. *africana* Sharpe.
Distribución estratigráfica: Devónico.
Distribución geográfica: Fox Bay, en las Islas Malvinas (Reino Unido).
Colección y fecha de adquisición: W. N. Craft, 1947.

Material: Sin siglar.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: Devónico.
Distribución geográfica: Sin localidad.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia aff. *inornata* (Dana, 1849).

Material tipo: G 5225 (holotipo). Ver lám. 29: figs. 5-7.
Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.
Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.
Distribución geográfica: Australia.
Colección y fecha de adquisición: Sir C. Purdom Clarke, 1889.

Paraconularia complanata (Slater, 1907)

Material tipo: G 17666 (holotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 35, pl. 4: fig. 12).
Determinación previa: *Conularia complanata* Slater.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Farlow, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 97841.
Determinación previa: *Conularia complanata* Slater.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Oreton, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: *Thomas Baugh Collection*, 1870.

Material: G 409.
Determinación previa: *Conularia complanata* Slater.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Oreton, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: J. Tennant, 1882.

Material: G 12435.
Determinación previa: *Conularia complanata* Slater.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Oreton, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19130.
Determinación previa: *Conularia complanata* Slater.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Sin localidad.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19509, G 49510-G 49511.

Determinación previa: *Conularia complanata* Slater.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Farlow, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia cf. complanata (Slater, 1907).

Material: G 8229. Descrito por Slater (1907: p. 35).
Determinación previa: *Conularia complanata* Slater ?
Distribución estratigráfica: Devónico.
Distribución geográfica: Constatine Bay, en Cornwall (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 9030. Descrito por Slater (1907: p. 35).
Determinación previa: *Conularia complanata* Slater ?
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Hodder, en Lancashire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Rev. Father S. J. Pollen, 1893.

Paraconularia crawfordsvillensis (Owen, 1862)

Material tipo: G 36 (neotipo). Ver lám. 30: figs. 1-3.
Determinación previa: *Conularia crawfordsvillensis* Owen.
Distribución estratigráfica: Keokuk Group (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Crawfordsville (Indiana).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia aff. crawfordsvillensis (Owen, 1862)

Material: G 46634.
Determinación previa: *Conularia*.
Distribución estratigráfica: Balclatchie Group (Sandbiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Dow Hill, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Paraconularia crustula (White, 1880)

Material: R 50244.
Determinación previa: *Conularia crustula*.
Distribución estratigráfica: Wewoka Formation (Pennsylvaniense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Holdenville (Oklahoma).
Colección y fecha de adquisición: P. E. Negus, 1978.

Paraconularia derwentensis (Johnston, 1887)

Material: 42697.
Determinación previa: *Conularia tasmanica* Johnson.
Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.
Distribución geográfica: Tasmania (Australia).
Colección y fecha de adquisición: W. Legrand, sin año registrado.

Material: G 17336.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico.

Distribución geográfica: Stony Creek, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Colección y fecha de adquisición: *Bath Royal Literary and Scientific Institution*, 1905.

Paraconularia inaequicostata (De Koninck, 1883)

Material: G 18798.

Determinación previa: *Conularia inaequicostata* De Koninck.

Distribución estratigráfica: Facies Tournasiense (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Tournay (Bélgica).

Colección y fecha de adquisición: *A. S. Piret Collection*, 1905.

Material: G 18897.

Determinación previa: *Conularia* n. sp.

Distribución estratigráfica: Facies Tournasiense (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Tournay (Bélgica).

Colección y fecha de adquisición: *A. S. Piret Collection*, 1907.

Material: PG 4371.

Determinación previa: *Conularia inaequicostata* De Koninck.

Distribución estratigráfica: Facies Tournasiense (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Tournay (Bélgica).

Colección y fecha de adquisición: E. J. Garwood, 1950.

Paraconularia irregularis (De Koninck, 1842-1844)

Material (tipo): G 19616 (neotipo). Ver lám. 32: figs. 1-3.

Determinación previa: *Conularia irregularis* De Koninck.

Distribución estratigráfica: Facies Viseense (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Visé (Bélgica).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 4865.

Determinación previa: *Conularia irregularis* De Koninck.

Distribución estratigráfica: Facies Viseense (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Visé (Bélgica).

Colección y fecha de adquisición: Prof. De Koninck, 1868.

Paraconularia cf. *irregularis* (De Koninck, 1842-1844)

Material: G 306.

Determinación previa: *Conularia irregularis* De Koninck.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Bolland, en Yorkshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia laeae sp. nov.

Material tipo: G 22095 (holotipo). Ver lám. 32: figs. 5-6.
Determinación previa: *Conularia laevigata* Morris.
Distribución estratigráfica: Zechstein Formation (Lopingiense, Pérmico).
Distribución geográfica: Baitungan, NE de Samara (Rusia).
Colección y fecha de adquisición: I. A. Stigand, 1912.

Material tipo: G 22096 (paratipo). Ver lám. 32: figs. 7-8.
Determinación previa: *Conularia laevigata* Morris.
Distribución estratigráfica: Zechstein Formation (Lopingiense, Pérmico).
Distribución geográfica: Baitungan, NE de Samara (Rusia).
Colección y fecha de adquisición: I. A. Stigand, 1912.

Paraconularia maculosa (Slater, 1907)

Material tipo: G 17663 (sintipo de Slater y designado lectotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 23, pl. 2: fig. 4). Ver lám. 33: figs. 1-2.
Determinación previa: *Conularia tenuis* var. *maculosa* Slater.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material tipo: G 19134 (sintipo de Slater y designado paralectotipo). Descrito por Slater (1907: p. 23).
Determinación previa: *Conularia tenuis* var. *maculosa* Slater. Ver lám. 33: fig. 3.
Distribución estratigráfica: Calciferous Sandstone Measures (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Eskdale, en Dumfriesshire (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia missouriensis (Swallow, 1860)

Material: G 24838-G 24839.
Determinación previa: *Conularia missouriensis* Swallow.
Distribución estratigráfica: Spergen Formation (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Ellettsville, en Monroe (Indiana).
Colección y fecha de adquisición: *G. J. Hinde Collection*, 1918.

Paraconularia aff. *missouriensis* (Swallow, 1860)

Material: PG 4202.
Determinación previa: *Conularia* aff. *missouriensis* Swallow.
Distribución estratigráfica: Burlington Group (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Wyandotte, en Ottawa (Oklahoma).
Colección y fecha de adquisición: W. M. Lechmann, 1935.

Paraconularia quadrisulcata (Sowerby, 1821)

Material tipo: C 3448 (designado neotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 26, p. 3: fig. 3). Ver lám. 33: fig. 4-5.
Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.
Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Salop, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 1689.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Dublín (Irlanda).

Colección y fecha de adquisición: Steven, sin año registrado.

Material: 1690.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Dublín (Irlanda).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 38348.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: A. J. Charig, 1959.

Material: 43843.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 46784 (30 ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carbonífero.

Distribución geográfica: Carluke, en Lankarshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: J. Purdue, 1870.

Material: 48818 (dos ejemplares con la misma sigla), G 19128.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Farlow, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Thomas Baugh Collection*, 1870.

Material: 52576 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Bewdley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Thomas Baugh Collection*, 1870.

Material: 66697 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Etheridge Collection*, 1869.

Material: 66697-66698, G 364, G 4014 (dos ejemplares con la misma sigla), G 6697-G 6698.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 97683.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Martley, en Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Bowerbank Collection*, 1865.

Material: G 39.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Worcestershire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 61 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Thornliebank, en Renfrewshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 270.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Bolland, en Yorkshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Gilbertson Collection*, 1841.

Material: G 803 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Modelley, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: H. Pearce, 1883.

Material: G 3480.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carbonífero.

Distribución geográfica: Roscobie, en Fifeshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: T. Stock, 1885.

Material: G 4454.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Redesdale, en Northumberland (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: J. E. Lee, 1885.

Material: G 5310.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Derbyshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: F. Harford, 1889.

Material: G 8305 (16 ejemplares con la misma sigla), G 8808 (seis ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Prof. Prestwich, 1894.

Material: G 10321.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Pilton Group (Devónico Superior).

Distribución geográfica: Frankmarsh, en Devonshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19131-G 19133.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: S. P. Pratt, 1857.

Material: PG 4428 (nueve ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: *Pentamerus* sandstone (Llandovery, Silúrico).

Distribución geográfica: Norbury, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: J. E. Lee, 1885.

Material: G 12434 (cuatro ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *G. H. Morton Collection*, 1900.

Material: G 19135.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 19136-G 19139.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carbonífero.

Distribución geográfica: Reino Unido.

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 20659 (dos ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Mississippiense (Carbonífero).

Distribución geográfica: Eccup, en Yorkshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Caroline Birley, 1907.

Material: G 24051.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Lower Culm (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Codden Hill, en Devonshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: J. G. Hamting, sin año registrado.

Material: G 26797-G 26798.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Bernician Redesdale I Shale (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Billingham, en Durham (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Dr. Stanley Smith, 1921.

Material: G 40810.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Cam Beck Shales (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Settle, en Yorkshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: T. Roscoe Rede Stebbing, 1924.

Material: G 40811 (cuatro ejemplares con la misma sigla).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Cam Beck Shales (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Ribbleshead, en Yorkshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: T. Roscoe Rede Stebbing, 1924.

Material: G 41200.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Zone d2 Hardrowsear (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Settle, en Yorkshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Wheelton Hind Collection*, 1921.

Material: G 41201-G 41203.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Wheelton Hind Collection*, 1921.

Material: G 41207-G 41209.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Thornliebank, en Renfrewshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Wheelton Hind Collection*, 1921.

Material: G 41210-G 41218.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Facies Viseense (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Redescale, en Northumberland (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Wheelton Hind Collection*, 1921.

Material: PG 4254.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: *Crangopsis* Bed (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Etie, en Fifeshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: J. A. Moy-Thomas, 1938.

Material: PG 4344.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Modeley, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *A. Templeman Collection*, 1948.

Material: PG 4345.

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *A. Templeman Collection*, 1948.

Material: PG 4444. Figurado por Sowerby (1841: pl. 4: fig. 2).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.

Distribución estratigráfica: Coal Measures (Pennsylvaniense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: *Shrewsbury Museum and Art Gallery*, 1956.

Material: PG 4480.
Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.
Distribución estratigráfica: Mississippense (Carbonífero).
Distribución geográfica: Thorneybank, en Renfrewshire (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: R. Chaplin, 1960.

Material: Sin siglar.
Determinación previa: *Conularia quadrisulcata* Sowerby.
Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Sin localidad.
Colección y fecha de adquisición: Governors of King's School de Sherborne, 1960.

Paraconularia ravenswoodiensis sp. nov.

Material tipo: PG 4266 (holotipo). Ver lám. 36: fig.1
Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.
Distribución estratigráfica: Cisuraliense ? (Pérmico).
Distribución geográfica: Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia).
Colección y fecha de adquisición: *B. Dunstan Collection*, 1935.

Material tipo: PG 4267 (paratipo). Ver lám. 36: fig. 2.
Determinación previa: *Conularia inornata* J. D. Dana.
Distribución estratigráfica: Cisuraliense ? (Pérmico).
Distribución geográfica: Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia).
Colección y fecha de adquisición: *B. Dunstan Collection*, 1935.

Paraconularia raymondiensis sp. nov.

Material tipo: PG 4268 (holotipo). Ver lám. 36: figs. 3-4.
Determinación previa: *Conularia laevigata* Morris.
Distribución estratigráfica: Marine beds (Pérmico).
Distribución geográfica: Raymond Terrace, en Nueva Gales del Sur (Australia).
Colección y fecha de adquisición: *B. Dunstan Collection*, 1935.

Paraconularia salteri (Fletcher, 1938)

Material: G 23724.
Determinación previa: *Conularia laevigata* Morris.
Distribución estratigráfica: Trilobite zone (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Blaendiam, en Merionethshire (Gales).
Colección y fecha de adquisición: *Thomas Ruddy Collection*, 1915.

Material: G 23726, G 23729.
Determinación previa: *Conularia laevigata* Morris.
Distribución estratigráfica: Trilobite zone (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Bwlch-y-gasey, en Merionethshire (Gales).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 23727-G 23728.

Determinación previa: *Conularia laevigata* Morris.

Distribución estratigráfica: Trilobite zone (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Blaendiam, en Merionethshire (Gales).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia sp.

Material: 41601.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Devónico.

Distribución geográfica: St. Francis Bay, en el Cabo de Buena Esperanza (Sudáfrica).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia sp. nov.

Material: PG 4316.

Determinación previa: *Conularia*.

Distribución estratigráfica: Coal Seam (Pérmico).

Distribución geográfica: Nueva Gales del Sur (Australia).

Colección y fecha de adquisición: *Geological Society* de Londres, 1911.

Paraconularia sp. nov.

Material: G 11798.

Determinación previa: *Conularia* sp.

Distribución estratigráfica: Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica: Ledbury Dome, Herefordshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia subtilis (Salter, 1855)

Material tipo: G 4602 (neotipo). Descrito y figurado por Slater (1907: 33-34, pl. 4: figs. 7a-c. Ver lám. 36: figs. 8-9.

Determinación previa: *Conularia subtilis* Salter.

Distribución estratigráfica: Ludlow Superior (Silúrico).

Distribución geográfica: Usk, en Monmouthshire (Gales).

Colección y fecha de adquisición: J. E. Lee, 1885.

Material tipo: 43843 (sintipo). Figurado por Sowerby (1821: pl. 260: fig. 3).

Determinación previa: *Conularia quadrisulcata*.

Distribución estratigráfica: Transition-Limestone Millstone Grit Series (Pennsylvaniense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Keswick, en Westmmorland (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: *Sowerby Collection*, 1860.

Material tipo: G 8744. Descrito y figurado por Slater (1907: p. 34).

Determinación previa: *Conularia subtilis* Salter.

Distribución estratigráfica: Ludlow (Silúrico).

Distribución geográfica: Deerhope, en Pentland Hills (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 4290.

Determinación previa: *Conularia subtilis* Salter.

Distribución estratigráfica: Ludlow Superior (Silúrico).

Distribución geográfica: Benson Knot, en Westmoreland (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 122.

Determinación previa: *Conularia subtilis* Salter.

Distribución estratigráfica: Ludlow (Silúrico).

Distribución geográfica: Collingfield, en Westmoreland (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: G 12575.

Determinación previa: *Conularia subtilis* Salter.

Distribución estratigráfica: Ludlow inferior (Silúrico).

Distribución geográfica: Ludlow, en Shropshire (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia tenuis (Slater, 1907)

Material tipo: G 17661-G 17662 (paratipos). Descritos y figurados por Slater (1907: p. 21, pl. 2: figs. 2-3).

Ver lám. 37: figs. 3-7.

Determinación previa: *Conularia tenuis* Slater.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material tipo: G 17664 (paratipo). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 21).

Determinación previa: *Conularia tenuis* Slater.

Distribución estratigráfica: *Crangopsis* Bed (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material tipo: G 790 (31 ejemplares con la misma sigla) (paratipos).

Determinación previa: *Conularia tenuis* Slater.

Distribución estratigráfica: *Crangopsis* Bed (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: R. Damon, 1883.

Material tipos: G 19507-G 19508 (paratipos).

Determinación previa: *Conularia tenuis* Slater.

Distribución estratigráfica: Calciferous Sandstone Measures (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material tipo: G 19508 (paratipo). Ver lám. 38: figs. 4-5.

Determinación previa: *Conularia tenuis* Slater.

Distribución estratigráfica: Carboniferous Limestone (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material tipo: Sin siglar (paratipo).
Determinación previa: *Conularia tenuis* Slater.
Distribución estratigráfica: *Crangopsis* Bed (Mississippiense, Carbonífero).
Distribución geográfica: Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Paraconularia ulrichiana (Clarke, 1913)

Material: PG 4272 (dos ejemplares con la misma sigla).
Determinación previa: *Conularia ulrichiana* Clarke.
Distribución estratigráfica: Devónico Inferior.
Distribución geográfica: Icla, en Chuquisaca (Bolivia).
Colección y fecha de adquisición: *Rheinisches Mineralien-Kontor* de Bonn, 1937.

Pseudoconularia Bouček, 1939

Pseudoconularia grandissima (Barrande, 1867)

Material: 19.
Determinación previa: Sin determinar.
Distribución estratigráfica: Sin registrar.
Distribución geográfica: Sin localidad.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Material: 80213 (cuatro ejemplares con la misma sigla), 80213a-c, 80213e.
Determinación previa: *Conularia grandis* Barrande.
Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Vráž (= Wraž) y Zahořany (= Zahorzan) (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: Dr. J. Barrande, 1856.

Material: G 19555.
Determinación previa: *Conularia grandis* Barrande.
Distribución estratigráfica: *Étage D* de Barrande (Ordovícico).
Distribución geográfica: República Checa.
Colección y fecha de adquisición: Dr. J. Barrande, 1856.

Material: H 5477.
Determinación previa: *Conularia grandissima* Barrande.
Distribución estratigráfica: Upper Hope Shales (Ordovícico Medio).
Distribución geográfica: Shelve, en Shropshire (Inglaterra).
Colección y fecha de adquisición: Whittard Collection, sin año registrado.

Material: PG 4253.
Determinación previa: *Conularia grandissima* Barrande.
Distribución estratigráfica: Zahorany Beds (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Nucice (" Vinice") (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: F. W. Cassirer, 1938.

Material: Sin siglar.
Determinación previa: *Conularia*.
Distribución estratigráfica: Silúrico.
Distribución geográfica: Sin localidad.
Colección y fecha de adquisición: Sin registrar.

Pseudoconularia magnifica (Spencer, 1879)

Material: G 14827.
Determinación previa: *Conularia magnifica* Spencer.
Distribución estratigráfica: Niagara Limestone (Ludlow, Silúrico).
Distribución geográfica: Hamilton (Ontario).
Colección y fecha de adquisición: *C. C. Grant Collection*, 1904.

Pseudoconularia megista Lamont, 1946

Material: G 23287-G 23288, G 23306.
Determinación previa: *Pseudoconularia megista / currieae*.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *W. McPherson Collection*, 1913-1914.

Pseudoconularia nobilis (Barrande, 1867)

Material: G 46839, G 46851.
Determinación previa: *Conularia cf. curta* Holm.
Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Thraive Glen, en Girvan (Escocia).
Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Material: 80218.
Determinación previa: *Conularia nobilis*.
Distribución estratigráfica: *Étage D2* de Barrande (Ordovícico Superior).
Distribución geográfica: Zahořany (= Zahorzan) (República Checa).
Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Pseudoconularia sp.

Material: Sin siglar.
Determinación previa: *Conularia*.
Distribución estratigráfica: Devónico.
Distribución geográfica: Second Range Cascade Mts (EE.UU.).
Colección y fecha de adquisición: *Museum of Practical Geology*, 1880.

Sin determinar

Material: PC 4353.

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: República Checa ?.

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Material: PG 4472-PG 4475.

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: *Greseis* (Silúrico).

Distribución geográfica: Val Mourai, en Serra de Bussaco (Portugal).

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Material: G 29333 (tres ejemplares).

Determinación previa: ? *Hyolithes* n.sp. (Novák).

Distribución estratigráfica: *Étage F1* de Barrande (Devónico Inferior).

Distribución geográfica: Kosor (= Kozorz) y Radotin (República Checa).

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Material: Sin siglar (14 ejemplares).

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Bedinan Formation (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: O de Bedinan (Turquía).

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Material: Sin siglar.

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Drybrook Sandstone (Mississippiense, Carbonífero).

Distribución geográfica: Hazel Hill Quarry Puddlebrook, en Gloucester (Inglaterra).

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Material: Sin siglar (dos ejemplares).

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Sin registrar.

Distribución geográfica: Sin localidad.

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Material: Sin siglar (dos ejemplares).

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Mississippiense (Carbonífero).

Distribución geográfica: Reino Unido ?

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

Material: Sin siglar (114 ejemplares).

Determinación previa: Sin determinar.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: *Mrs. Robert Gray Collection*, 1920.

Incertae sedis

Material: PG 5114-PG 5115.

Determinación previa: *Zitteloceras costatum* Teichert.

Nota: Originalmente descrito como un nautiloideo, fue transferido a la colección por J. Mortin 1n 1985.

Distribución estratigráfica: Starfish Bed (Katiense, Ordovícico Superior).

Distribución geográfica: Girvan (Escocia).

Colección y fecha de adquisición: Sin registro.

COMENTARIOS AL CATÁLOGO DE LA COLECCIÓN:

La exposición de esta colección pone de manifiesto el valor histórico de la misma que comenzó en 1841 con el primer espécimen (*Paraconularia quadrisulcata* [Sowerby, 1821]) procedente de la *Gilbertson Collection*, comprada por el Departamento de Zoología y transferida a la *Mr. John Gray Collection* en 1861, y a la muerte del autor de la misma pasó a F. H. Butler en 1875 y de ahí fue incorporándose al *British Museum* y a las sucesivas colecciones (British Museum (Natural History), 1904-1912) hasta las últimas incorporaciones (*Conularia planiseptata* Slater, 1907 y *Metaconularia slateri* [Reed, 1933]) en 1979 por personal del NHM (S. Morris y R. Jefferies). Este valor histórico también se refleja en el material tipo que queda resumido como sigue:

Holotipos 7 especímenes (Slater, 1907)

Paratipos 3 especímenes (Slater, 1907)

Sintipos 17 especímenes (Sowerby, 1821; Slater, 1907)

“Hipotipos” 11 especímenes (Sharpe, 1856; La Touche, 1884; Reed, 1904; Slater, 1907; Richter & Richter, 1930; Trechmann, 1918; Babcock *et al.*, 1987b)

Esta colección evidencia el valor científico como histórico de la muestra de conuláridos del NHM, mostrando una amplia diversidad y representación en casi todas las épocas del registro mundial, haciendo de esta colección referencia en todos los estudios que se lleven a cabo en este grupo de organismos marinos extintos, tanto en estudio de paleodiversidad, como paleobiogeografía o paleobiología por citar las tendencias actuales.



9 - Descripción sistemática de los conuláridos de The Natural History Museum de Londres

9- Descripción sistemática de los
conuláridos de *The Natural
History Museum* de Londres

En el siguiente apartado se van a describir 43 especies pertenecientes a ocho géneros, en las que se van a tener en cuenta las recomendaciones de Matthews (1973) para la lista de sinonimias y las de Bengtson (1988) para los especímenes determinados con nomenclatura abierta. Los géneros estudiados se incluyen en un cuadro sistemático propuesto para el suborden Conulariina Miller & Gurley, 1896, que es la primera vez que se publica (tabla 12). No se han tenido en cuenta las subfamilias propuestas por Moore & Harrington (1956b) acorde al estudio cladístico de Leme (2006).

Phylum Cnidaria Hatschek, 1888

Clase Scyphozoa Götze, 1887

Subclase Conulata Moore & Harrington, 1956

Orden Conulariida Miller & Gurley, 1896 *in* Moore & Harrington, 1956

Suborden Conulariina Miller & Gurley, 1896 *in* Moore & Harrington, 1956

Familia Carinachitidae He, 1987

Géneros:

Carinachites Qian, 1977

Emeiconularia Qian *et al.*, 1997

Familia Conulariellidae Kiderlen, 1937

Género: *Conulariella* Bouček, 1928

Familia Conulariidae Walcott, 1886

Géneros:

Archaeoconularia Bouček, 1939

Baccaconularia Hughes *et al.*, 2000

Beijingoconularia Xu & Li, 1979

Calloconularia Sinclair, 1952

Cathayconularia Xu & Li, 1979

Changshaconus Zhu, 1985

Climacoconus Sinclair, 1942

Conularia Miller *in* Sowerby, 1821

Conularina Sinclair, 1942

Conulariopsiella Xu & Li, 1979

Conularta Sahni & Srivastava, 1956

Ctenoconularia Sinclair, 1952

Eoconularia Sinclair, 1943

Flectoconularia Waterhouse, 1979

Glyptoconularia Sinclair, 1952

Gondaconularia Waterhouse, 1986

Hexaconularia He & Yang, 1986

Holoconularia Hergarten, 1985

Jiangsuconularia Ding & Li, 1984

Jilinoconularia Liu, 1981

Laeviconularia Jerre, 1994

Lagenaconularia He, 1984

Leioconularia Xu & Li, 1985

Mesoconularia Bouček, 1939

Metaconularia Foerste, 1928

Nanjingoconularia Ding & Li, 1984

Notoconularia Thomas, 1969

Palaenigma Walcott, 1886

Palaeoconularia Tchudinova, 1964

Paleosulcachites Qian, 1977

Paraconularia Sinclair, 1940

Pseudoconularia Bouček, 1939

Pustuloconularia Zhu, 1985

Reticulaconularia Babcock & Feldmann, 1986

Shixiconularia Liu, 1981

Sinoconularia Zhang, 1976

Sinusconularia Hertagen, 1994

Striatoconularia Xu & Li, 1985

Tasmanoconularia Parfrey, 1982

Teresconularia Leme *et al.*, 2003

Vendoconularia Ivantson & Fedonkin, 2002

Wufengoconularia Li, 1993

Xizangoconularia Xu & Li, 1985

Yinoconularia Zhu, 1985

Familia Conulariopsidae Sugiyama, 1942

Género: *Conulariopsis* Sugiyama, 1942

Familia Hexangulaconulariidae He, 1987

Género: *Hexangulaconularia* He, 1984

Familia Hunanoconulariidae Xu & Li, 1979

Género: *Hunanoconularia* Xu & Li, 1979

Tabla 12. Cuadro sistemático de Conulariina Miller & Gurley, 1896

Phylum **Cnidaria** Hastchek, 1888

Clase **Scyphozoa** Götte, 1887 in Moore & Harrington, 1956

Subclase **Conulata** Moore & Harrington, 1956

Orden **Conulariida** Miller & Gurley, 1896 in Moore & Harrington, 1956

* 1896 Conulariida Miller & Gurley, p. 22.

1956b Conulariida Miller & Gurley, 1896; Moore & Harrington, F54-F56.

2000 Conulariida Miller & Gurley, 1896; Hughes *et al.*, 832-834.

Distribución estratigráfica: Desde el Ediacárico (Caster, 1957: p. 1029; He, 1984: p. 171) al Triásico Superior. También se ha citado en el Jurásico Inferior (Argéliez, 1856).

Distribución geográfica: Mundial, incluyendo los paleocontinentes: Avalonia, Báltica, S de China, Gondwana (regiones: Andes Centrales, Antártida, Amazonia, Anatolia, Apulia, Arabia, Armórica, Australia, Bohemia, Hoggar, Iberia, India, Kalahari y Occidental), Kazajstán y Laurencia.

Diagnosis sensu Miller & Gurley (1896: p. 22): *"This name is proposed to receive conical and pyramidal, pelagic shells, which may or may not have been contracted toward the mouth, but the texture of which is always horny with lime phosphate. The shells during the lives of the animals were flexible. They are smooth, or longitudinally divided and transversely furrowed. There are no muscular scars on the casts or on the shells. All belong to the Paleozoic rocks"* (Este nombre es propuesto para acoger conchas pelágicas, piramidales y cónicas, las cuales pueden o no haber sido contraídas hacia la boca, pero la textura de la cual es siempre córnea con fosfato cálcico. Las conchas durante la vida del animal fueron flexibles. Son lisas, o divididas longitudinalmente y surcadas transversalmente. No hay cicatrices musculares en los moldes o en las conchas. Todas pertenecen a las rocas paleozoicas).

Descripción: Poseen un exoesqueleto de forma piramidal aguda o subcilíndrico, cuya simetría es fundamentalmente tetrámera, con su sección transversal normalmente cuadrangular, cuatro líneas medias, cuatro septos (Moore & Harrington, 1956b; Bischoff, 1978; Van Iken, 1992a), aunque puede tener también simetría birradial (Hughes, Gunderson & Weedon, 2000). La sección transversal del exoesqueleto es cuadrangular, con variaciones intraespecíficas hexagonales (Babcock *et al.*, 1987a; McKinney *et al.*, 1995; Hughes *et al.*, 2000) y pueden aparecer deformadas en octogonal e, incluso, circular. Las aristas interfaciales pueden estar surcadas o no. El exoesqueleto consta normalmente de cuatro caras, a excepciones teratológicas en las que algunos ejemplares tienen tres o incluso seis. Estas caras están

divididas en dos mitades iguales por las líneas medias, y están separadas por aristas surcadas o no, que ponen en contacto los diferentes márgenes faciales de las caras adyacentes. Y pueden tener, o no, costillas transversales muy marcadas, o por el contrario, ligeramente contrastadas. Estas costillas se curvan hacia la abertura, y se continúan o alternan en la línea media. Internamente, el exoesqueleto presenta septos que crecen en dirección adabertural. Con abertura cerrada total o parcialmente por las terminaciones aberturales.

Discusión: No todas son formas pelágicas, al menos los conuláridos son formas bentónicas (ver apartado *Afinidades biológicas*), ya que se han encontrado especímenes con su tallo y se han informado como fauna bentónica (Sabattini & Hlebszevitsch, 2005) en el Pérmico argentino o en el Devónico brasileño (Rodrigues *et al.*, 2003b).

Suborden **Conulariina** Miller & Gurley, 1896 *in* Moore & Harrington, 1956

1896 Conulariida Miller & Gurley, p. 22.

* 1956b Conulariina Miller & Gurley, 1896; Moore & Harrington, p. F58.

Distribución estratigráfica: Desde el Ediacárico (Caster, 1957: p. 1029; He, 1984: p. 171; Babcock, 1991b; Conway Morris, 1993; Qian *et al.*, 1997; Liu *et al.*, 2005; Van Iten *et al.*, 2005b) al Triásico Superior. También se ha citado en el Jurásico Inferior (Argéliez, 1856).

Distribución geográfica: Mundial, incluyendo los paleocontinentes: Avalonia, Báltica, S de China, Gondwana (regiones: Andes Centrales, Antártida, Amazonia, Anatolia, Apulia, Arabia, Armórica, Australia, Bohemia, Hoggar, Iberia, India, Kalahari y Occidentalía), Kazajstán y Laurencia.

Descripción: Poseen un exoesqueleto de composición fosfática, con forma piramidal aguda invertida, cuya simetría es fundamentalmente tetrámera, con sección transversal normalmente cuadrangular. Las aristas interfaciales pueden estar surcadas o no. Y las caras pueden tener, o no, costillas transversales muy marcadas, o por el contrario, ligeramente contrastadas, y costillas longitudinales que pueden dominar respecto de las transversales. Estas costillas se curvan hacia la abertura, y se continúan o alternan en la línea media. La abertura del exoesqueleto está cerrada total o parcialmente por las terminaciones aberturales.

Discusión: Moore & Harrington (1956b) caracterizan a los Conulariina por poseer caras ornamentadas con costillas transversales y, puede que longitudinales, e incluso con caras lisas, pero esta última observación es debido a que los especímenes se conservan como *steinkern* (molde interno positivo), razón por la que no se suele conservar ni costillas transversales, ni longitudinales, ni tubérculos. Y su afirmación al hecho de tener un disco de fijación no tiene

validez al comprobarse que los organismos en los que fue descrita, actualmente son excluidos de los conuláridos (Sendino, 2006).

Este suborden consta de al menos de seis familias:

Carinachinitidae He, 1987
Conulariellidae Kiderlen, 1937
Conulariidae Walcott, 1886
Conulariopsidae Sugiyama, 1942
Hexangulaconulariidae He, 1987
Hunanconulariidae Xu & Li, 1979

De las tres familias, sólo hay ejemplares de una de las familias, Familia Conulariidae Walcott, 1886 en el NHM. Esta familia destaca por ser la más numerosa tanto en diversidad taxonómica genérica y específica (tabla 12), como en abundancia.

Familia **Conulariidae** Walcott, 1886 *in* Moore & Harrington, 1956

* 1886 Conulariidae Walcott, p. 225.

1896 Conulariidae Miller & Gurley, 23-24.

1956b Conulariidae Walcott, 1886; Moore & Harrington, F58-F60.

Distribución estratigráfica: Desde el Ediacárico (He, 1984: p. 171) al Triásico Superior. También se ha citado en el Jurásico Inferior (Argéliez, 1856).

Distribución geográfica: Mundial, incluyendo los paleocontinentes: Avalonia, Báltica, S de China, Gondwana (regiones: Andes Centrales, Antártida, Amazonia, Anatolia, Apulia, Armórica, Australia, Bohemia, Hoggar, Iberia, India, Kalahari y Occidentalia), Kazajstán y Laurencia.

Ejemplares estudiados:

En esta familia, sin especificar taxón genérico o epíteto específico, hay identificados 138 ejemplares en este Museo, la mayoría sin siglar. Los especímenes siglados son: G 29333 (con esta sigla están registrados tres ejemplares), PC 4353, PG 4472-PG 4475. Su procedencia es muy variada: Reino Unido (algunos ejemplares –114 en total– sin localidad que por la litoestratigrafía (Starfish Bed) y colección a la que pertenecían (*Mrs. Robert Gray Collection*) se ha deducido); República Checa (*Étage F1* de Barrande, Devónico Inferior); Suecia (*Leptanea* Limestone, del Ordovícico Superior); Portugal (*Greseis* del Silúrico de Val Mourai, en la Serra de Bussaco); y Turquía (Bedinan Formation, al SE de Turquía, Las Póntidas); y algunos sin procedencia.

En la siguiente tabla se especifica el período, época, procedencia y litoestratigrafía de los que aparecen determinados a nivel de familia Conulariidae Walcott, 1886:

<i>Período</i>	<i>Época</i>	<i>Procedencia</i>	<i>Litoestratigrafía</i>	<i>Ejemplar</i>	<i>Núm.</i>
Carbonífero	Mississippiense Superior	Avalonia (Reino Unido)	Drybrook Sandstone	Sin sigla	1
		Avalonia (?) (Reino Unido)	Desconocida	Sin sigla	1
Devónico	D. Inferior	Gondwana, Bohemia (República Checa)	Étage F1 de Barrande (1867)	G 29333	3
Silúrico	Desconocida	Gondwana, Iberia (Portugal)	Greseis	PG 4472-G 4475	4
Ordovícico	O. Superior	Laurencia (Reino Unido)	Starfish Bed (Armillan series, Upper Drummuck Group)	Sin sigla	114
		Gondwana, Anatolia (Turquía)	Bedinan Formation	Sin sigla	14
Desconocido	Desconocida	Gondwana, Bohemia (República Checa)	Desconocida	PC 4353	1

Diagnosis *sensu* Moore & Harrington (1956b: F58-F59): “*Steep-sided pyramidal forms, mostly with quadrangular cross section, faces generally marked by evident transverse lirae or ribs which are deflected adaperturally in crossing the face but longitudinal sculpture may dominate or the surface may be smooth except for small wrinkles; angles at corners typically thickened somewhat, with or without distinct furrow; mid-line of faces defined by narrow groove or ridge that in some genera corresponds to internal septa and it may be accompanied by 1 or 2 distinct longitudinal lines on either side, or mid-line may not be distinguishable as morphological feature; aperture closable by inward bending of facial periderm and apical extremity may consist of smoothly rounded diaphragm (Schott)*”. (Formas piramidales agudas, por lo general con sección transversal cuadrangular, caras generalmente marcadas por filas o costillas transversales obvias, las cuales son curvadas adaberturalmente atravesando la cara, en caso que la escultura longitudinal no pueda dominar o la superficie sea lisa, exceptuando pequeñas corrugaciones; ángulos de las aristas típicamente engrosados, con o sin surco; línea media de las caras definida por un fino surco o cresta que en algunos géneros corresponde a septos internos y puede estar acompañado por una o dos líneas longitudinales en cada cara, o la línea media puede no ser distinguida como característica morfológica; abertura plegable por la flexión interna del peridermo facial y extremidad apical puede consistir en un diafragma redondeado y liso (Schott)).

Descripción: Exoesqueleto de composición fosfática, extraordinariamente delgado y elástico, de forma piramidal aguda invertida, cuya simetría es fundamentalmente tetrámera, y la sección transversal suele ser cuadrangular o con variaciones dependiendo de la deformación *postmortem* sufrida por el espécimen. Cada cara está dividida longitudinalmente en dos

mitades iguales por la línea media. Ésta se corresponde internamente con un septo. Además de la línea media, cada cara puede tener las llamadas líneas secundarias, bordeando a la línea media, y las líneas accesorias, que se sitúan entre la línea media y las aristas. La ornamentación del exoesqueleto está formada fundamentalmente por costillas transversales y tubérculos (Bouček, 1939: p. A113; Moore & Harrington, 1956b: p. F57; Hughes *et al.*, 2000: p. 834). El ángulo apical de las caras puede variar entre 5° y 40° (Bouček, 1939: pp. A113-A114).

Discusión: Miller & Gurley (1896) consideraron que los Conulariidae podían tener sección transversal octogonal, pero realmente no tuvieron en cuenta sólo las caras, si no también los surcos angulares, describiendo secciones transversales octogonales.

Por otra parte, Bouček (1939) discriminó a rango de familia considerando las terminaciones aberturales y las líneas medias en cresta, caracteres que no se conservan en todos los taxones que incluyó en esta familia, siendo, por tanto, cuestionable.

Géneros que incluye la colección del NHM:

<i>Archaeoconularia</i> Bouček, 1939	(*)
<i>Calloconularia</i> Sinclair, 1952	
<i>Climacoconus</i> Sinclair, 1942	
<i>Conularia</i> Miller in Sowerby, 1821	(*)
<i>Ctenoconularia</i> Sinclair, 1952	(*)
<i>Eoconularia</i> Sinclair, 1944	(*)
<i>Mesoconularia</i> Bouček, 1939	
<i>Metaconularia</i> Foerste, 1928	(*)
<i>Notoconularia</i> Thomas, 1969	(*)
<i>Paraconularia</i> Sinclair, 1940	(*)
<i>Pseudoconularia</i> Bouček, 1939	(*)

(*) géneros que se han estudiado.

Género ***Archaeoconularia*** Bouček, 1939

- 1928 Grupo de *Conularia fecunda* Bouček, 65-68.
 1928 Grupo de *Conularia insignis* Bouček, 63-65.
 * 1939 *Archaeoconularia* Bouček, p. A120.
 1940a *Archaeoconularia* Bouček, 1939; Sinclair [cop. Bouček 1939], p. 74.
 1956b *Archaeoconularia* Bouček, 1939; Moore & Harrington, p. F61.

Especie tipo: *Conularia insignis* Barrande, 1867 (Bouček, 1939: p. A120).

Distribución estratigráfica: Ordovícico-Devónico Inferior. En el Ordovícico en las formaciones: Bohdalec, Dobrotivá, Klabava, Králuv Dvur, Mílina, Letná, Libeň, Šárka, Vinice y Zahořany; *Étage D* de Barrande; Grés de May; Esquistos con *Orthis ribeiroi*; Kurtköy-Schichten; Oolitic ironstones; Horizonte Schmiedefeld (ferruginoso); Starfish Bed (Armillan series, Upper Drummuck Group); Zdice Beds. En el Silúrico en la Rochester Formation, Niagara Group y *Étage E* de Barrande (1867). Y en el Devónico Inferior en la Grande Grève Limestone, Lower Helderberg Group, New Scotland Limestone, Oriskany Sandstone, Port Ewen Formation. Se reparte según la tabla siguiente:

Época	Litoestratigrafía
Devónico Inferior	Grande Grève Formation Lower Helderberg Group New Scotland Limestone Oriskany Sandstone Port Ewen Formation
Prídolí	Formación desconocida
Ludlow	<i>Étage E</i> de Barrande (1867) Niagara Group Rochester Formation
Ordovícico Superior	Bohdalec Formation <i>Étage D</i> de Barrande Grés de May Horizonte Schmiedefeld (ferruginoso) Králuv Dvur Formation Kurtköy-Schichten Lettá Formation Libeň Formation Oolitic ironstones Starfish Bed (Armillan series, Upper Drummuck Group) Vinice Formation Zahořany Formation Zdice Beds
Ordovícico Medio	Esquistos con <i>Orthis ribeiroi</i> Dobrotivá Formation Klabava Formation Šárka Formation
Ordovícico Inferior	Klabava Formation Mílina Formation

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes: Avalonia, Gondwana (regiones: Anatolia, Armórica, Bohemia, Hoggar, Iberia, Turingia) y Laurencia. Se reparte según la tabla que hay a continuación:

<i>Paleocontinente</i>	<i>País</i>	<i>Localidad</i>
Avalonia	Canadá	Grande Grevé (Québec)
	Reino Unido	Garth Hill, Portmadoc, Carnavonshire (Gales) Pump House Hotel, Powys (Gales) Ramsey Island, Pembrokeshire (Gales) Ritton Castle, Shropshire (Inglaterra) St. David's, Pembrokeshire (Gales) Tu-Hwnt-Yr-Bwlch, Portmadoc, Carnavonshire (Gales)
Gondwana	Francia	Sion (Normandía)
	Italia	Domusnovas, Iglesias (Cerdeña)
	Marruecos	Ida-ou-Zal (Hoggar) Gara Agoura Mirzene (Hoggar) Rehamma (Hoggar)
	Portugal	Val San Jorge, Mondégo
	República Checa	Béraun Bohdalec Butovice (= Butovitz) Chrasténice Drabov Drabov Gross-Kuchel Hinter-Kopanina Karýzek Klabava Koenigshof Kosov Kozel Králuv Dvur Krusná Hora Lazowitz (= Lazovice) Lejskov (= Leiskov) Libeň (= Lieben) Lodénice (= Lodenitz) Malé Prilepy Milína Ouzký Mt. Bohdaletz Mt. Ded (= Mt. Drabov) Mt. Kosov Mýto Osek (= Vosek) Otrocín Pétidomky, cerca de Zbiroh Pod Lahovskou, cerca de Radotín Podolí

		Praskolesy (= Praskoles) Radotín Sedlec (= Sedletz) St. Ivan (=Sv. Jan) Strasnice (= Stražnitz) Trubín (=Trubín) Velká Chuchle Veselá (= Wesela) Vokovice Volduchy Vráž (= Wraž) Vrsovice (= Vrschovitz) Vysocany (= Visočan) Winice, cerca de Béraun Zahořany (= Zahorzan)
	Turquía	Cengelkoy Kurtköy
Laurencia	Canadá	Grimsby, Hamilton (Ontario)
	EE.UU.	Clarksville (Nueva York) Isle Village (Main) Rochester (Nueva York) Wallpack Township (Nueva Jersey)
	Reino Unido	Thraive Glen, Girvan, Ayrshire (Escocia)

Ejemplares estudiados:

Hay 19 ejemplares de este género, todos determinados específicamente. Aparecen desde la base del período Ordovícico (Tremadociense), hasta el Silúrico, época desconocida.

Las localidades de estos especímenes pertenecen a los paleocontinentes de Avalonia y Gondwana. En Avalonia están en las localidades siguientes: Ritton Castle, en Shropshire (Inglaterra); Garth, en Carnavon (Gales); Pump House Hotel, en Powys (Gales); y Tu-Hynt-Yr-Bwlch, en Carnarvonshire (Gales). Y en Gondwana, en Bohemia, en las siguientes localidades: Lodénice (= Lodenitz), Mt. Ded (= Mt. Drabov), Sedlec (= Sedletz) y St. Ivan (= Sv. Jan), Veselá (= Wesela).

Uno sin siglar y el resto con las siglas: 73320, 80220a-d, 80223, 80223a-h, G 774, G 1523, G 7736, G 17660.

Diagnosis: Surco angular liso, con flancos romos. Línea media surcada y lisa, y puede tener líneas secundarias y accesorias surcadas. Costillas transversales muy finas, apenas visibles, con conexión curva flexionada. Costillas suelen alternar en la línea media y son coalescentes en el surco angular.

Diagnosis sensu Bouček (1939: p. A120): "*Seitenlinien schwach ausgebildet, Skulptur fein, bogenartig verlaufend*" (Líneas longitudinales débilmente desarrolladas, escultura fina, arqueada).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Exoesqueletos de forma piramidal que son rectos a excepción de algunos especímenes citados en la literatura por Barrande (1867) y Bouček (1928) de *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867) con forma de hoz en la parte apical. Ejemplares de tamaño pequeño a medio, de 20 a 200 milímetros de longitud y de 7 a 90 milímetros de ancho. Relación longitud/anchura de 2,3 a 4,3. Poco espesor del exoesqueleto, que se va engrosando desde la abertura, con 0,25 milímetros, hasta el ápice, con 0,7 milímetros. Sección transversal cuadrangular. Ángulo apical varía entre 9° y 35°. El surco angular puede ser liso. Flancos romos. Línea media surcada. Puede tener líneas secundarias y accesorias surcadas.

Ornamentación formada por costillas transversales arqueadas en el sentido abertural, con una densidad de 25 a 145 unidades en cinco milímetros, que pueden estar atravesadas por débiles costillas longitudinales. El tipo de conexión de las costillas transversales es del tipo curva flexionada. Por otra parte, puede tener tubérculos, de 60 a 250 en cinco milímetros. La ornamentación no atraviesa los surcos de la arista y línea media.

Abertura triangular.

Se han encontrado especímenes de distintas especies de este género con tabique apical.

Discusión: Son ejemplares que abarcan un amplio abanico de tamaños y ángulos apicales, y puede tener, o no, líneas secundarias y accesorias. En el caso de la densidad de las costillas transversales, su densidad también es muy variable. Lo más característico de este género es la línea media surcada lisa, el surco angular liso y la existencia de costillas transversales que sólo se pueden ver con aumento.

Observación:

- Sinclair (1943a: p. 122) consideró que el género *Palaenigma* Walcott, 1886 podría ser sinónimo de *Archaeoconularia* Bouček, 1939, pero realmente los pocos caracteres descritos con el primer taxón citado, poco tienen que ver con los del segundo. Así, difiere desde la forma de la línea media a la densidad de las costillas transversales, siendo bastante menor en *Palaenigma* Walcott, 1886.

Especies que incluye la colección del NHM:

<i>Archaeoconularia coronata</i> (Slater, 1907)	(*)
<i>Archaeoconularia fecunda</i> (Barrande, 1867)	(*)
<i>Archaeoconularia homfrayi</i> (Salter, 1866)	(*)
<i>Archaeoconularia insignis</i> (Barrande, 1867)	
<i>Archaeoconularia llanvirnensis</i> (Hicks, 1875)	(*)

(*) especies que se han estudiado.

***Archaeoconularia coronata* (Slater, 1907)**

(Lámina 1: figuras 1-3)

v* 1907 *Conularia coronata* Slater, 23-24, pl. 3: figs. 1a-c.

1940 *Conularia coronata* Slater, 1907; Elles, p. 410.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia coronata* Slater, 1907 del Llandeilo inferior británico (Darriwilliense, Ordovícico Medio); de la localidad de Ritton Castle, en Shropshire (Inglaterra). Se localiza en el NHM. Siglado G 17660, con moldes en escayola. Descrito y figurado por Slater (1907: p. 23, pl. 3: fig. 1a-c).

Distribución estratigráfica: Darriwilliense (Ordovícico Medio).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Avalonia. En las localidades de Ritton Castle, en Shropshire (Inglaterra) y Pump House Hotel, en Llandrindod Wells, Radnorshire (sur de Gales).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de esta especie, del Llandeilo inferior británico (Darriwilliense, Ordovícico Medio), de Inglaterra y Gales, pertenecientes al paleocontinente Avalonia. Proceden de las localidades de Ritton Castle, en Shropshire (Inglaterra) y Pump House Hotel, en Llandrindod Wells, en Radnorshire (sur de Gales).

Tienen las siglas: G 7736 y G 17660. El último es el espécimen holotipo que fue descrito y figurado por Slater en 1907 (p. 23; pl. 3: fig. 1a-c). Fueron comprados al Reverendo C. Croft en 1873.

Diagnosis: Surco angular profundo y liso, bordeado de flancos agudos. Línea media marcada por un profundo surco constante, cuyo ancho oscila entre 0,26 a 0,4 milímetros. Línea media rodeada de crestas, una a cada lado, dando aspecto similar al del surco angular. Superficie muy corrugada.

Diagnosis diferencial: Slater (1907) relacionó esta especie con *Conularia sosia* Barrande, 1867, posteriormente agrupado por Bouček (1928: p. 67) bajo el taxón *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867). Pero difiere totalmente, desde no tener el amplio surco en la línea media como el del surco angular, ni estar dichos surcos rodeados de crestas, además del tamaño y relación longitud/anchura, por no citar que no son contemporáneas si nos ceñimos a la especie descrita y figurada por Barrande (1867).

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 23): “*Shell large, very thin, non-calcareous; tapering uniformly; cross-section a flattened rhomb (?); faces equal, flat; apical angle about 15°. Marginal grooves*

well defined; edges becoming prominent towards the aperture. Similar grooves with raised edges marking the centres of the faces; half-faces again subdivided by fine secondary grooves. Aperture unknown; apex pointed; apical septa not seen. Ornamentation inconspicuous – only seen with a lens. Ridges very fine, regular (75 in 5 mm), forming a series of festoons across the face, rising irregularly at the marginal and central grooves, and falling in shallow arcs between; growth-lines following the course of the ridges. Ridges broken up by vertical striations; furrows smooth” (Concha grande, muy delgada, no calcárea; disminuyendo uniformemente; sección transversal un rombo aplanado (?); caras iguales, planas; ángulo apical de unos 15°. Surcos marginales bien definidos; los flancos se hacen más prominentes hacia la abertura. Surcos similares con flancos elevados que marcan los centros de las caras; medias caras de nuevo subdivididas por finos surcos secundarios. Abertura desconocida; ápice puntiagudo; septos apicales no vistos. Ornamentación inconspicua –sólo vista con aumento. Crestas muy finas, regulares (75 en 5 mm), formando una serie de festones que atraviesan la cara, elevándose irregularmente en los surcos marginales y centrales, y descendiendo entre dichos surcos en someros arcos; líneas de crecimiento siguiendo el curso de las crestas. Crestas interrumpidas por estriaciones verticales; surcos lisos).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera, cuyos exoesqueletos rectos se estrechan uniformemente hacia el vértice de los mismos. Especímenes incompletos y aplastados. Son ejemplares grandes, el mayor es el holotipo que tiene una longitud de 107 milímetros y un ancho de 32 milímetros. En una reconstrucción del ejemplar debió de medir al menos 131,5 milímetros de longitud y 37,3 de ancho, dando una relación longitud/ancho de 3,5. En lo que respecta al espesor del exoesqueleto, éste tuvo que ser delgado al tener la superficie muy plegada. No se ha podido medir. La sección transversal no se puede discernir con claridad al estar los ejemplares comprimidos y, en parte, deformados. El ángulo apical medido varía de 15° a 16°. Surco angular profundo y liso, rodeado de flancos agudos. Caras que parecen planas, que puede ser consecuencia del aplastamiento sufrido, y muy corrugadas. Línea media surcada y rodeada, a ambos lados, de crestas, dando un aspecto similar al del surco angular. El ancho del surco de la línea media oscila entre 0,26 a 0,4 milímetros. No se han observado líneas secundarias, y sí accesorias que están finamente surcadas.

La ornamentación está formada por costillas transversales que recorren las caras del exoesqueleto a excepción de las líneas medias y los surcos angulares, desapareciendo en la base de las crestas que rodean dichos surcos. Es en las cercanías de esta base donde se marcan más las costillas. Están en una densidad de 75 unidades en cinco milímetros. Estas costillas tienen una inclinación de 17°, y una forma arqueada en las zonas entre los surcos por las que discurren. El tipo de conexión no se consigue discernir debido a la corrugación del exoesqueleto. El ángulo intercostal no se ha podido medir, al no llegar las costillas transversales a la línea media. Otro elemento de ornamentación que se puede apenas discernir, son los débiles tubérculos que portan las costillas. Estos tubérculos tienen una densidad media de 50 unidades en cinco milímetros. Seguramente, no se conserven las capas más externas del exoesqueleto, y sea la razón por la que los tubérculos están tan difuminados

y no se pueda observar la densidad en la que aparecen. Y los surcos intercostales que hay entre las costillas tienen un ancho casi cinco veces mayor que el de las propias costillas.

Los septos (que son estructuras internas) se intuyen externamente debido a la deformación de los ejemplares y a su fino exoesqueleto.

No se conserva abertura, ni tabique apical, ni ápice en estos ejemplares, ni se han encontrado ejemplares en los que sean descritos en la literatura.

Discusión: La forma de la sección transversal no se puede saber, debido al estado de preservación de los ejemplares, que están aplastados y ligeramente deformados, aunque Slater (1907: p. 23) señala la posibilidad de poder tener una sección transversal rómbica con una interrogación. Por otra parte, los surcos que Slater (1907) denomina “*secondary grooves*” cuando escribe sobre las líneas de la cara se refiere a que son los secundarios en importancia dentro de las caras, que en este caso son los accesorios, al tener una disposición media entre la línea media de una cara y el surco angular de la misma con la cara adyacente.

La medida de la densidad de los tubérculos es aproximada, debido al deterioro de los mismos, y que no se pueden observar en cualquier parte de la superficie. Además de tener en cuenta la corrugación que hay en todo el exoesqueleto.

Observación:

- Bouček (1928: p. 65) agrupa esta especie bajo la denominación de *Archaeoconularia insignis* (Barrande, 1867) debido a su apariencia y a su distribución estratigráfica. Se ha podido acceder a uno de los ejemplares descritos por Barrande (1867) o Bouček (1928) como *Archaeoconularia insignis* (Barrande, 1867) en la colección que nos ocupa (ejemplar sin catalogar que se localiza en el cajón 5 del armario 52K), y se puede decir que son especies distintas, que difieren fundamentalmente en la apariencia de las líneas medias, que en *Archaeoconularia insignis* (Barrande, 1867) no están rodeadas por fuertes crestas. En el caso de los ejemplares representados por Bouček (1928), sí que tienen una apariencia muy similar, sobre todo en la ornamentación que representó Bouček en 1939 (fig. 3c), pero difiere en las costillas longitudinales que tiene *Archaeoconularia insignis* (Barrande, 1867) y que no cortan a la línea media en un ángulo agudo. Debido a que sólo hay registrados dos especímenes de este taxón en el mundo, no se puede afirmar si *Archaeoconularia insignis* (Barrande, 1867) y *Archaeoconularia coronata* (Slater, 1907) son el mismo taxón. Puede que las variaciones sean consecuencia del estado de conservación o intraespecíficas.

***Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867)**

(Lámina 2: figuras 1-6 y lámina 3: figuras 1-7)

1855a *Conularia fecunda* Barrande, p. 388.

1855b *Conularia fecunda* Barrande, p. 447.

* 1867 *Conularia fecunda* Barrande, 1855; Barrande, 38-39, pl. 8, figs. 1-10, pl. 14, figs. 1-6.

1867 *Conularia Sosia* Barrande, 53-54, pl. 8: figs. 11-16.

1867 *Conularia Hawlei* Barrande, 41-42, pl. 2: figs. 15-16.

1880 *Conularia laquelata* Meneghini, p. 215, pl. 1: fig. 4.

1922 *Conularia fecunda* Barrande, 1867; Freyberg, p. 254, pl. 5: fig. 4.

1928 *Conularia fecunda* Barrande, 1867; Bouček, 66-67, fig. 3, pl. 1: figs. 5-10.

1944 *Eoconularia? sardinica* Sinclair, p. 93.

1956b *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867); Moore & Harrington [cop. Barrande 1867], p. F55: fig. 42.2a-d.

1969 *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867); Serpagli, 8-9, pl. 1: figs. 1, 6; pl. 2: fig. 1.

Serie tipo:

De la colección de Barrande (1867) hay 13 sintipos de la que elegimos un lectotipo (Barrande, 1867: pl. 8: fig. 2), y el resto pasa, por tanto, a ser paralectotipos.

Lectotipo: *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867) el espécimen de la Libeň Formation (Sandbiense, Ordovícico Superior); de la colcalidad de Libeň (= Lieben) de la Cuenca de Bohemia, República Checa. Presumiblemente se encuentra en el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga, República Checa). Descrito y figurado por Barrande (1867: 38-39, pl. 8: fig. 2).

12 paralectotipos: *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867), en las cuarcitas del Ordovícico Superior, edades Sandbiense a Katiense de la Cuenca de Bohemia, República Checa (Barrande, 1867: p. 38). Aparece en las localidades de Bubovitz (= Butovice), Gross-Kuchel, Koenigshof, Lazowitz (= Lazovice), Libeň (= Lieben), Lodénice (= Lodenitz), Mt. Bohdaletz, Mt. Kosov, Praskolesy (= Praskoles), Radotín, Strasnice (Stražnitz), Vráž (= Wraž), Vrsovice (= Vrschovitz), Vysocany (= Visočan) y Zahořany (= Zahorzan). Presumiblemente se encuentran en el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga, República Checa). Descritos y figurados por Barrande (1867: pp. 38-39, pl. 8: figs. 1, 3-10, pl. 14: figs. 1-6).

Distribución estratigráfica: Desde el Ordovícico Inferior al Ludlow-Prídoli (Silúrico). Aparece con seguridad en las siguientes formaciones: Klabava (Floiense (?)) y tercer piso del Ordovícico); Šárka (Darriwilliense); Dobrotivá (Darriwilliense); Bohdalec, Letná, Libeň, Vinice y Zahořany (Sandbiense); y Králův Dvůr (Katiense) dentro del Ordovícico. En la Banda e2, *Étage E* de Barrande del Ludlow-Prídoli (Silúrico).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en las regiones de Anatolia (Pendiente E del río Çakaldag, a unos 1500 metros al SE de Cengelkoy en el Bósforo asiático), Armórica (Domusnovas al SO de Cerdeña), Bohemia (Béraun, Bohdalec, Bubovitz (= Butovice), Chrusténice, Drabov, Gross-Kuchel, Hinter-Kopanina, Karýzek, Koenigshof, Kozel, Králův Dvůr, Krusná Hora, Lazowitz (= Lazovice), Lejskov (= Leiskov), Libeň (= Lieben), Lodénice (= Lodenitz), Mt. Bohdalec, Mt. Ded (= Mt. Drabov), Mt. Kosov, Pod Lahovskou, Podolí, Praskolesy (= Praskoles), Radotín, Sedlec (= Sedletz), Strasnice (=Stražnitz), St. Ivan (= Sv. Jan), Trubín (= Trubín), Velká Chuchle, Veselá (= Wesela), Vráž (= Wraž), Vrsovice (= Vrschovitz), Vysocany (= Visočan) y Zahořany (= Zahorzan)), Iberia (Barranco de Val San Jorge) y Turingia (localidad desconocida).

Ejemplares estudiados:

Hay 14 ejemplares de este taxón, del Ordovícico (seguramente del O. Superior) y época desconocida del Silúrico de Bohemia (seguramente Ludlow o Prídoli). Aparece en las localidades de Lodénice (= Lodenitz), Mt. Ded (= Mt. Drabov), Sedlec (= Sedletz), St. Ivan (=Sv. Jan) y Veselá (= Wesela). Tienen las siglas: 80220a-e, 80223 y 80223a-h. 80223 y 80223a-h fueron comprados a J. Barrande en 1856, del resto no se tiene registrada su historia.

Diagnosis: Surco angular liso. Línea media surcada lisa. Ornamentación extremadamente fina.

Diagnosis diferencial: Según Barrande (1867: p. 39), *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867) se parece a *Conularia invertens* Barrande, 1867, pero difiere, fundamentalmente, en que las bandas de la capa interna del exoesqueleto forman un ángulo agudo dirigido hacia la abertura, y no hacia el vértice como en *C. invertens* Barrande, 1867, además del ángulo apical, del orden de 2º a 8º más pequeño, y tener caras lisas sin elementos de ornamentación en *A. fecunda* (Barrande, 1867).

Por su parte, Tromelin (1877: p. 31) comparó esta especie con *Conularia plicosa* Barrande, 1867 debido al parecido de la línea media y las accesorias, que en el caso de la última especie citada, la línea media está menos marcada y las accesorias menos distantes de la línea media que en *A. fecunda* (Barrande, 1867), además de tener el surco angular con prolongación de las costillas transversales, y no liso como en *A. fecunda* (Barrande, 1867).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. La forma de la pirámide que conforma su exoesqueleto es recta. La longitud de los especímenes estudiados oscila entre los 15 y 45 milímetros acorde a las reconstrucciones, y el ancho varía entre cinco y diez milímetros. La relación longitud/anchura fluctúa alrededor de 4,28. Se ha podido observar que el espesor del exoesqueleto va disminuyendo desde la región apical a la abertural. La sección transversal, dependiendo del estado de conservación del espécimen, puede ser octogonal, cuadrada, e incluso rómbica y en uno de los ejemplares se puede observar elíptica, 80223, (al igual que los

especímenes descritos por Serpagli (1969: p. 9) de Cerdeña). El ángulo apical oscila de 12º a 18º. Surco angular liso, sin ornamentación, con flancos romos. El ancho del surco oscila entre 0,5 y un milímetro, dependiendo de las dimensiones del ejemplar. Así, los especímenes 80223b y 80223d, tienen surcos angulares con un ancho de 0,45 y 0,80 milímetros respectivamente. Las caras son ligeramente cóncavas. Línea media surcada que suele ser un tercio o una cuarta parte del ancho del surco angular. Líneas secundarias, en el caso de tenerlas, y las accesorias están surcadas, situándose las secundarias bordeando a la media y las accesorias a medio camino de la distancia que hay entre la línea media y la arista. Tanto secundarias como accesorias pueden ser apenas visibles en la capa externa del exoesqueleto (80223a).

La ornamentación está formada por fundamentalmente en finas costillas transversales tuberculadas, con una densidad de 80 a 145 en cinco milímetros. Estas costillas se interrumpen al llegar a la línea media en surco y al surco angular, sufren un ligero arqueamiento, con su convexidad hacia el ápice, entre las aristas y las líneas accesorias y son casi rectilíneas entre las dos líneas accesorias de una misma cara. Las costillas transversales son coalescentes en todas las líneas segmentales de las caras y tienen un tipo de conexión curva flexionada. La inclinación de las mismas es de 12º, con un ángulo intercostal de 164º. Los tubérculos no se pueden observar en todos los especímenes y en los que se ven es necesario el aumento. Tienen una forma semiesférica y su densidad varía de 125 a 200 en cinco milímetros.

En la capa interna del exoesqueleto se pueden observar ciertas bandas de disposición oblicua entre las aristas y la línea media de una misma cara, es decir, con forma de “V”, con su parte aguda dirigida hacia la abertura del exoesqueleto. Estas bandas fueron explicadas por Bouček (1928: p. 67) como los rastros dejados por la abertura en el crecimiento del exoesqueleto.

No se ha observado en ninguno de los especímenes ni las terminaciones aberturales, ni el tabique apical o ápice. Pero, según Barrande (1867) y Bouček (1928) tienen terminaciones aberturales triangulares. Hay uno de los especímenes, 80220e, que tiene parte de una de las terminaciones, pero está incompleta.

Discusión: Según Barrande (1867: p. 38) y Bouček (1928: p. 66) los exoesqueletos se recurvan en la parte apical, dando una forma de hoz característica. En los ejemplares estudiados no se ha podido observar esta forma, probablemente se deba a que no hay ninguno completo, y carecen del ápice. Uno de los especímenes más completos, 80223a, parece que en la región apical sufre un leve recurvamiento, pero en ningún momento se podría vislumbrar la terminación en forma de hoz a la que aluden los autores anteriormente citados.

En los ejemplares de esta especie que estudió Serpagli (1969: p. 9), el surco angular tiene un ancho que es el doble, y no el cuádruple, del de la línea media como se ha medido en los especímenes estudiados. Posiblemente, se deba a la erosión y estado de conservación de los especímenes, pudiendo estar dichos surcos más aplanados y distendidos en los ejemplares del Museo Británico. Hay que resaltar, también, que las medidas de Serpagli (1969) se hicieron

sobre muestra de pocos ejemplares. Por lo tanto, puede haber afectado a esta diferencia de medidas la variabilidad específica y el estado de conservación de los ejemplares.

Observaciones:

- Es de destacar el buen estado de conservación de estos especímenes con parte de la cutícula original que tuvieron sus exoesqueletos.
- Bouček (1928: p. 67) distingue tres formas en esta especie, dependiendo de la densidad de las costillas transversales y los tubérculos:
 - a. De 120 a 140 costillas transversales en cinco milímetros; y de 170 a 180 tubérculos en cinco milímetros de longitud. Coincidiría con formas de las capas estratigráficas ea y eb (ambas en el Ordovícico Superior).
 - b. De 80 a 100 costillas transversales en cinco milímetros; y de 150 a 200 tubérculos en cinco milímetros de longitud. Coincidiría con formas de las capas estratigráficas de y df (ambas en el Ordovícico Superior).
 - c. De 150 a 190 costillas transversales en cinco milímetros; y de 200 a 250 tubérculos en cinco milímetros de longitud. Coincidiría con formas de las capas estratigráficas dy_2 (ambas en el Darriwilliense, Ordovícico Medio).

Se puede decir que los ejemplares estudiados siguen, en parte, la misma variabilidad. Se han distinguido dos formas. Los que tienen la mayor densidad de costillas transversales, hasta 145 unidades en cinco milímetros, en los silúricos, y las densidades menores a 100 unidades en cinco milímetros en los ordovícicos. Para poder comprobar la observación de Bouček (1928) se necesitaría un tamaño de muestra mayor, además de ampliar el registro estratigráfico. Pero, no parece que responda a ningún patrón, que la mayor densidad de costillas transversales como tubérculos aparezca en el Ordovícico inferior, posteriormente esta densidad disminuye drásticamente a la mitad en el Ordovícico Superior, para volver a incrementarse al final del Ordovícico, que es cuando empieza el declive en cuanto a abundancia en esta especie. Así, se tiene un registro a nivel mundial de 60 ejemplares ordovícicos y, tan sólo, 16 silúricos, según las referencias bibliográficas y las colecciones del más de medio centenar de museos consultados en todo el mundo.

- Los dos especímenes que Meneghini (1880) denominó *Conularia laquelata*, fueron asignados más tarde por Sinclair (1944) al género *Eoconularia* con reservas, para el que propuso otro nombre de especie distinto, *E. sardinica*, debido a que el primer nombre, *C. laquelata*, había sido utilizado anteriormente por Conrad (1841) para denominar a otra especie distinta. Después del estudio de ambos tipos, *Conularia laquelata* Meneghini, 1880 y *Eoconularia sardinica* Sinclair, 1944, Serpagli (1969: p. 9) asevera, sin lugar a dudas, que pertenecen a la especie que nos ocupa.

***Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866)**

(Lámina 4: figuras 1-4)

* 1866 *Conularia homfrayi* Salter, 354-355, pl. 10: figs. 11-13.

1907 *Conularia homfrayi* Salter, 1866; Slater, p. 16.

Serie tipo:

Neotipo: *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866) del Tremadociense superior (Ordovícico Inferior) de Tu-hwnt-yr-bwlch (Gales). Ejemplar que se localiza en el NHM con la sigla G 774 (lámina 4: figs. 1-2).

3 sintipos: *Conularia homfrayi* Salter, 1866 del Tremadociense superior (Ordovícico Inferior) de Garth Hill y Tu-hwnt-yr-bwlch (Gales). En un primer momento los ejemplares se localizaban en *The Sedgwick Museum of Earth Sciences* (University of Cambridge, Reino Unido) con el número siete, pero actualmente en paradero desconocido, acorde a la conservadora, la Dra. Liz Harper. Descritos y figurados por Salter (1866: 354-355, pl. 10: figs. 11-13).

Distribución estratigráfica: En el Tremadociense y Floiense (Ordovícico Inferior).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Avalonia, en las localidades de Tu-Hwnt-Yr-Bwlch y Garth Hill, cerca de Portmadoc en Carnavonshire (Gales) y en Ramsey Island, Pembrokeshire (Gales).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de esta especie. Proviene del Tremadociense superior (Ordovícico Inferior). Proceden de las localidades de Tu-Hwnt-Yr-Bwlch y Garth Hill, cerca de Portmadoc en Carnavonshire (Gales). Están signados como G 774 (cedido por D. Homfray a el NHM en 1882) y 73320 (comprado por el NHM a J. Parrot en 1874).

Diagnosis: Ángulo apical alrededor de 12°. Surco angular profundo y liso. Caras con numerosos pliegues, oblicuos y longitudinales. Línea media surcada y bordeada por elevaciones del exoesqueleto. Débiles líneas secundarias y accesorias surcadas.

Diagnosis diferencial: Slater (1907) relaciona *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866) con otra especie británica, *Conularia corium* Salter, 1866 del Llandeilo británico (Ordovícico Medio), de la que no hay ejemplares depositados en el NHM. Ambas se diferencian en su tamaño, disminución del exoesqueleto y línea media. *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866) es de menor tamaño; la disminución del exoesqueleto es más rápida, con un mayor ángulo apical, casi el doble; y la línea media surcada está rodeada a ambos lados de una cresta.

Por otra parte, Thoral (1935) comparó *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866) con otra especie del Tremadociense que no figura en la colección estudiada: *Eoconularia azaisi* (Thoral, 1935). La primera difiere de la segunda, fundamentalmente, por su mayor tamaño, su línea media surcada y sin apenas elementos de la ornamentación, además de su ángulo apical que es bastante menor, del orden de 40º menos.

Diagnosis sensu Salter (1866: p. 354): "*C. tenuis fere membranacea, magna, 4-5-uncialis, elongato-conica, quadrato-cylindrica, apice acuto; costis tenuibus longitudinalibus crebis, nullis transversis, ornata. Costae in angulo quoque binae, in faciebus 2-4 filiformes, interstitiis undulatis et rugatis. Lobi oris lanceolati-obtusi, membranacei, ecostati, haud conniventes*". (C. delgada, casi membranácea, grande, 4-5 de un doceavo, cuadrado-cilíndrica, ápice agudo; costillas longitudinales delgadas en elevada densidad, sin costillas transversales, ornamentada. Costillas en ángulo cada dos, en facetas 2-4 filiformes, interespacios ondulados y arrugados. Lóbulo oral lanceolado-obtuso, membranáceo, con costillas, sin unir).

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 16): "*Shell large, thin, tapering uniformly; cross-section unknown. Faces flat, apical angle 7º-10º. Marginal grooves well marked, edges prominent. Central facial grooves strong, with prominent edges, and flanked by faint secondary grooves. Aperture imperfectly preserved, lobes apparently blunt and not inflected; apex sharply pointed; septa unknown. Ornamentation absent*". (Concha grande, delgada, disminuyendo uniformemente; sección transversal desconocida. Caras planas, ángulo apical 7º-10º. Surcos marginales bien marcados, bordes prominentes. Fuertes surcos faciales centrales, con prominentes bordes, y flanqueados por débiles surcos secundarios. Abertura imperfectamente conservada, lóbulos aparentemente romos y no curvados; ápice muy puntiagudo; septos desconocidos. Ornamentación ausente).

Descripción: Conulariiane de simetría tetrámera. Exoesqueleto con forma piramidal recta. Los dos ejemplares estudiados están incompletos, sin ápice ni terminaciones aberturales y aplastados mostrando una o dos caras. La longitud máxima medida oscila entre los 62,5 y 76,42 milímetros, y el ancho entre 20,83 y 14,28 milímetros. En la reconstrucción del exoesqueleto se podrían haber alcanzado longitudes de 108,33 y 90,71 milímetros y anchos de 25 y 19,28 milímetros. Así, la relación longitud/anchura estaría entre tres y cuatro. La sección transversal no se puede saber ya que estos ejemplares no se conservan en tres dimensiones. El ángulo apical que se ha encontrado en ambos especímenes es de 12º. Surco angular profundo y liso, que parece que tiene flancos agudos. Las caras son planas, con ornamentación apenas perceptible con aumento, y con numerosos pliegues, oblicuos y longitudinales. Línea media surcada y bordeada por elevaciones del exoesqueleto. El surco de esta línea mide 0,57 milímetros, junto con las crestas que lo bordean llega a tener un ancho de un milímetro. Se pueden llegar a observar débiles líneas secundarias y accesorias surcadas, sobre todo en el espécimen G 774.

Exoesqueleto finamente ornamentado con tubérculos que son difíciles de ver incluso con la lupa, y que no se han podido discernir su densidad.

No se han observado abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Según Slater (1907) el ángulo apical oscila entre 7º y 10º, pero con reservas. Explica que esas medidas no son fiables, ya que los ejemplares estudiados están muy deformados. Esta deformación también es la causante de que apenas se vislumbren las líneas secundarias surcadas. En los ejemplares del NHM el ángulo apical nos ha dado siempre el mismo, 12º. Puede que fuese el ángulo apical verdadero, y no influenciado por la deformación o, por el contrario, en el caso de haber sido fruto de la misma, sea una coincidencia.

Los especímenes estudiados y figurados por Salter (1866: pl. 10: figs. 11-12) tienen terminaciones aberturales lobuladas y ápices muy puntiagudos, que tienen los ángulos apicales menores que los ejemplares descritos aquí, con medidas que se aproximan a las citadas por Slater (1907). La forma de las terminaciones aberturales no se puede comprobar con los especímenes estudiados al estar incompletos.

Observaciones:

- Especie dedicada a Mr. Homfray por los valiosos trabajos que llevó a cabo en Ramsey Island donde se ha encontrado esta especie, en St. David's, en Pembrokeshire (SO Gales), en el Ordovícico Inferior.

***Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875)**

(Lámina 5: figuras 1-3)

* 1875 *Conularia llanvirnensis* Hicks, p. 189, pl. 11: figs. 5-6.

1907 *Conularia llanvirnensis* Hicks, 1875; Slater, 14-15.

Serie tipo:

Neotipo: *Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875) del Llandeilo británico (Darrwilliense, Ordovícico Medio); de St. David's, en Pembrokeshire (Gales). Localizado en el NHM con la sigla G 1523 (lámina 5: figs. 1-3).

2 sintipos: *Conularia llanvirnensis* Hicks, 1875 del Floiense (Ordovícico Inferior), en la Llanvirn Quarry, sur de Gales. Ejemplares registrados en *The Sedgwick Museum of Earth Sciences* de Cambridge (University of Cambridge, Reino Unido) con los números 19 y 20, pero actualmente perdidos acorde a la conservadora, la Dra. Liz Harper. Descritos y figurados por Hicks (1875: p. 189, pl. 11: figs. 5-6).

Distribución estratigráfica: Aparece en el Ordovícico Inferior y Medio.

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Avalonia, en la localidad de St. David's, Pembrokeshire (Gales).

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie, siglado como G 1523. Proviene del Llandeilo británico, Darriwilliense, de St. David's, Pembrokeshire (Gales). Cedido por el Dr. Hicks a el NHM en 1884.

Diagnosis: Ángulo apical de 10°. Línea media ligeramente surcada y rodeada de una cresta a cada lado.

Diagnosis diferencial: Hicks (1875: p. 189) relaciona esta especie con *Archaeoconularia corium* (Salter, 1866) y *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866), de las que la diferencia con la línea media en cresta que observó en los ejemplares con los que describió esta especie. La primera especie no figura en la colección del NHM, y en el caso de la segunda se diferenciaría, aunque no tuviera una línea media en cresta, sino un surco flanqueado por crestas, por un exoesqueleto mucho más delgado, en el que se pueden observar innumerables pliegues en el exoesqueleto, y un ángulo apical mayor, del orden de 15°.

Por otra parte, Thoral (1935: pp. 161-162) relacionó *Conularia llanvirmensis* Hicks, 1875 con otra especie que no figura en la colección de conuláridos que hemos estudiado, *Eoconularia azaisi* (Thoral, 1935), del Tremadociense, de la que la diferenció, fundamentalmente, por la línea media en cresta que no es atravesada por la ornamentación que esta última especie tiene. Pero, realmente tienen más diferencias ya que *Eoconularia azaisi* (Thoral, 1935) tiene costillas transversales y longitudinales entre los elementos de su ornamentación, un ángulo apical mucho mayor, del orden de 40° a 45°, y la línea media en cresta está limitada a ambos lados por surcos.

Diagnosis sensu Hicks (1875: p. 189): “From 6 to 7 inches long, and about 1 ¼ wide at the larger end, conical, with tolerably straight sides and apex pointed. One strong ridge down the centre of each surface. Lines of growth rather indistinct” (De 6 a 7 pulgadas de longitud, y sobre 1 ¼ de ancho en la terminación mayor, cónica, con lados relativamente rectos y ápice puntiagudo. Una fuerte cresta recorre el centro de cada superficie. Líneas de crecimiento difíciles de distinguir).

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 14): “Shell large, very thin, tapering uniformly; cross-section unknown. Faces flat, apical angle of face 5°-6°. Marginal groove unknown; strong central ridge (?). Aperture unknown; apex pointed; apical septa unknown. Ornamentation absent; lines of growth indistinct” (Concha grande, muy delgada, disminuyendo uniformemente; sección transversal desconocida. Caras planas, ángulo apical de la cara 5°- 6°. Surco marginal desconocido; fuerte cresta central (?). Abertura desconocida; ápice puntiagudo; septos apicales desconocidos. Ornamentación ausente; líneas de crecimiento apenas distinguibles).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Espécimen incompleto, del que sólo se conserva una cara y parte de otra. Este ejemplar está muy aplastado, pero parece que el exoesqueleto no sufre torsión alguna. El fragmento que se conserva tiene una longitud y ancho de 19 y 8 milímetros respectivamente. En una reconstrucción de este exoesqueleto podría llegar a haber alcanzado 39 milímetros de longitud y aproximadamente con el mismo ancho

anterior. Con lo que la relación longitud/anchura sería de 4,87. La sección transversal no se puede observar debido al estado de conservación del espécimen. El ángulo apical es de casi 10°. No se conservan los márgenes de las caras, por lo que no se puede observar si las aristas están surcadas o no. Caras planas. La línea media parece ser un surco muy somero limitado por una cresta a cada lado. El ancho del surco es de 32µm, y con las crestas que lo rodean 217µm. Parece tener líneas secundarias y accesorias, pero apenas visibles (lámina 5: figs. 2-3).

Debido al estado de conservación del espécimen no se puede aportar más en su descripción, y no se conserva abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Los ejemplares descritos por Hicks (1875) y Slater (1907) son sensiblemente más grandes, con una longitud que varía de 150 a 180 milímetros, y el ancho es de unos 30 milímetros. Por tanto, su relación longitud/anchura difiere del espécimen estudiado en el NHM, con una cifra oscilante entre cinco y seis. Probablemente esta divergencia sea debida, en parte, al mal estado de conservación. En lo que respecta al ángulo apical también se puede observar este contraste, siendo menor en los ejemplares de Slater (1907), del orden de 4° a 5° menos, es decir, de 5° a 6°, y no los casi 10° del ejemplar estudiado (con la sigla G 1523). Esto también puede ser debido al aplastamiento que tiene el ejemplar.

Respecto a la línea media en cresta que describió Hicks (1875) y que sólo ve ocasionalmente, y como una línea media muy débil Slater (1907), se puede ver en una media cara que se conserva de nuestro ejemplar como una línea media ligeramente en surco limitada a ambos lados por elevaciones del exoesqueleto en una porción de dos milímetros, continuándose inmediatamente por encima, como una ligera cresta muy suave. Pero esta apariencia es debida al estado de conservación.

Observación:

- A falta de un espécimen mejor conservado, y debido a que es el único al que se ha tenido acceso, se ha optado por asignar a este ejemplar como neotipo al estar los sintipos perdidos.
- Por su parte, Slater (1907) propuso que este taxón se mantuviera con reservas hasta encontrar ejemplares mejor conservados que ratificaran la descripción.

Género ***Conularia*** Miller in Sowerby, 1821

- * 1821 *Conularia* Miller in Sowerby, p. 107.
- 1837 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Hisinger, p. 30.
- 1842-1844 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; De Koninck, 494-496.
- 1855 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; McCoy, p. 287.
- 1867 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Barrande, 10-23.
- 1879 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Hall, 205-208.
- 1884 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Lindström, p. 39.
- 1889 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Miller, p. 390.
- 1893 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Holm, 113-114.
- 1907 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Slater, p. 14.
- 1924 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; McLearn, p. 37.
- 1939 *Plectoconularia* Bouček, p. A121.
- 1942 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Sugiyama, p. 394.
- 1942 *Conularia* (*Conularia*) Miller in Sowerby, 1821; Sugiyama, p. 394.
- p. 1944 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Shimer & Shrock, p. 77.
- 1949 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Termier & Termier, p. 721.
- 1952 *Diconularia* Sinclair, pp. 138-139.
- 1956b *Diconularia* Sinclair, 1952; Moore & Harrington, p. F61.
- 1956b *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Moore & Harrington, F60-F61.
- 1962 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Sysoev & Chudinov, p. 190.
- 1971 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Drygant, 19-20.
- 1979b *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Xu & Li, p. 92.
- 1982 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Parfrey, p. 71.
- 1984 *Diconularia* Sinclair, 1952; Lammers & Young, p. 609.
- 1985 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Hergarten, p. 273.
- 1985 *Yangoconularia* Xu & Li, pp. 90, 94.
- 1986a *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Babcock & Feldmann, 377-378.
- 1987b *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Babcock *et al.*, p. 216.
- 1987c *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Babcock *et al.*, p. 204.

1990 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Babcock et al., 898-899.

1993 *Conularia* Miller in Sowerby, 1821; Jerre, p. 412.

Especie tipo: *Conularia niagarensis* Hall, 1852 de la Rochester Shale, Ludlow (Silúrico). Aparece en Lockport, en la Cuenca de los Apalaches, estado de Nueva York (Sinclair, 1940a: p. 73).

Distribución estratigráfica: Desde el Ediacárico al Jurásico (Argéliez, 1856; Dana, 1863; Kayser, 1924; Zittel, 1927), en las formaciones litoestratigráficas que figuran en el cuadro siguiente, según épocas/subperíodos.

Época / Subperíodo	Litoestratigrafía
Jurásico Inferior	Formación desconocida
Triásico Superior	Kössen beds
Triásico Inferior	Budleigh Salterton Pebble Beds
Cisuraliense	Kaibab limestone Makal Series
Pennsylvaniense	Coal Measures Culm Formation Makal Series Pennystone Ironstone "Phtanites" d'Argenteau
Mississippiense	Akkudul Formation Borden Formation Borden Group Burlington Group Calcareous Sandstone Measures (<i>Crangopsis</i> Bed) Cedar Valley Limestone Chouteau Limestone Codroy Group Fort Payne Formation Grand Grève Limestone Harrodsburg Limestone Keokuk Formation Kinderhookian Formation (=Cuyahoga Formation) Logan Formation Menard Limestone St. Louis Group (Spergen Formation) Waverly Group (Cuyahoga Formation) Windsor Group
Devónico Superior	Base de New Albany Shale Ithaca Shale Portage Formation Rabbit Hill Limestone Sellersburg Formation
Devónico Medio	Chapman Sandstone Chotec Limestone Columbus Limestone

	<p>Corniferous Group Delaware Limestone Grand Grève Limestone Hamilton Group (Ludlowville Formation, Skaneateles Formation, Marcellus Shale, Schoharie Formation, Moscow Formation) Mahantango Formation Milwaukee Formation Nohn-Schichten Onondaga Shale Oriskany Sandstone Shriver Chert</p>
Devónico Inferior	<p>Belén Formation Bokkeveld Beds Bundenbach-Schiefer Calizas Koneprusy Daleje Shale Dvorce-Prokop Limestone <i>Étage F1</i> de Barrande (1867) Grand Grève Limestone Hunrückschiefer Icla Formation Kosor Limestone Leutesdorf-Schichten Lower Helderberg Group Mahantago Formation Manacapuru Formation Port Ewen Formation Reporyje Limestone Rüscheld-Schichten Sicasica Formation Tlacasto Formation Zlíchov Limestone</p>
Prídolí	Manacapuru Formation
Ludlow	<p>Clinton Group (Rochester Formation) Eramosa Formation <i>Gothograptus nassa</i> zone Niagara Group (Chert beds) Rochester Shale</p>
Wenlock	<p>Buildwas beds Dudley Limestone Guelph Formation Höglint Beds Upper Visby Beds Wenlock Limestone Wenlock Shales</p>
Llandovery	<p>Budnany Formation Herrscheider beds Liteň Formation Lower Visby Beds Manitoulin Formation Mulloch Hill Group Sagh Hill Group Vargas Peña Shale</p>
Ordovícico Superior	Bobcaygeon Formation

	Bohdalec Formation <i>Calymene quadrata</i> beds Collingwood Formation Craighead Limestone Dundas Formation Esquistos con <i>Dalmanites Dujardini</i> Formación Trapiche Georgian Bay Formation Grès de May Harnagiense, <i>Reuscholithus reuschi</i> Zone Head Formation Inner Tassili Sandstone Group Králuv Dvur Formation Kurtköy-Schichten Letná Formation Libeň Formation Lindsay Formation Maquoketa Formation Terrebonne Formation Upper Drummuck Group (Ardmillan series, en la Starfish Bed) Utica Formation Vinice Formation Whitehouse Group (Ardmillan series) Zahořany Formation
Ordovícico Medio	Brejo Fundeiro Formation Chazy Group Cystidé-kalken Dobrotivá Formation Esquistos con <i>Didymograptus</i> Esquistos con <i>Homalonotus oehlerti</i> Esquistos con <i>Uraliches ribeiroi</i> Hudson River Group l'Iraouene Formation Izegguirène Formarion Lituitkal grises –zona de <i>Lituites perfectus</i> - Macrourus-kalken Šárka Formation Stinchar limestone Trenton Group Valongo Formation Viola Limestone
Ordovícico Inferior	Barrios Formation Klabava Formation Le Foulon
Cámbrico Superior	Tomah Member del Tunnel City Group (no es seguro) <i>Agnostus</i> Shales
Cámbrico Medio	Formación desconocida
Cámbrico Inferior	Formación desconocida
Ediacárico	Nama Series

Distribución geográfica: En los paleocontinentes: Gondwana (regiones: Amazonia, Anatolia, Andes Centrales, Arabia, Armórica, Australia, Bohemia, Hoggar, Iberia, Kalahari, Occidentalia y Turingia), Avalonia, Báltica, S de China, Kazajstán y Laurencia.

Ejemplares estudiados:

Hay 340 ejemplares pertenecientes al género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821, de los cuales hay 99 ejemplares determinados sólo genéricamente, seis sin sigla y el resto con las siglas: 55624, 80216, G 34, G 1710, G 6860-G 6864, G 7036, G 7374, G 12573, G 14619, G 15287, G 15289-G 15293, G 15295, G 19553, G 19557, G 22063, G 22462, G 22494-G 22495, G 23290, G 23897, G 24845-G 24849, G 24860, G 41204-G 41206, G 43180-G 43183, G 46659-G 46661, G 46751, G 46823, G 46841, GG 21816-GG 21818, P 46610-P 46617, PG, PG 4252, PG 4319-PG 4320, PG 4324-PG 4327, PG 4350-PG 4358, PG 4376, PG 4404, PG 4442-PG 4443, PG 4445, PG 4447, PG 4449, PG 4453, PG 4476, PG 4500, PG 43708, PG 64216 y R 50312. La distribución geográfica y estratigráfica de estos especímenes determinados genéricamente es la que sigue:

Período	Época / Subperíodo	Procedencia	Litoestratigrafía	Ejemplar	Núm.	Observaciones
Triásico	T. Inferior	Avalonia (Reino Unido)	Budleigh Salterton Pebble Beds	G 15287 G 15291-G 15293 G 15295	5	
	Desconocida	Avalonia (Reino Unido)	Desconocida	G 15289-G 15290	2	
Carbonífero-Pérmico	Desconocida	Laurencia (Belice)	Makal Series, Calcareous Shale	PG 4404	1	
Carbonífero	Pennsylvaniense	Laurencia (EE.UU.)	Pizarra por encima de Gunsight Lst	G 43180-G 43183	4	
	Mississippiense	Avalonia (Canadá)	Desconocida	G 889 G 14619	2	
		Avalonia (Reino Unido)	Pendleside series	G 41204	1	
			Viséan, Zone D	G 41205	1	
			Calciferous Sandstone Measures	G 41206	1	
			Desconocida	PG 4442-PG 4443	2	
		Avalonia (Irlanda)	Carboniferous Limestone	G 22462 G 22494- G 22495	3	
		Laurencia (EE.UU.)	Keokuk Group, Mississippiense	G 34	1	

		Laurencia (Reino Unido)	<i>Crangopsis</i> Bed, Calciferous Sandstone Measures	PG 4252	1	
	Desconocida	Avalonia (Canadá)	Desconocida	PG 4319 PG 4320	2	
Devónico	D. Superior	Avalonia (Reino Unido)	Desconocida	G 23897	1	
	D. Medio	Avalonia (Reino Unido)	Desconocida	Sin sigla	1	
	D. Inferior	Gondwana, Bohemia (República Checa)	Étage G2	PG 4350 PG 4352- PG 4358	8	
	Desconocida	Avalonia (Reino Unido)	Desconocida	PG	1	
		Gondwana, Iberia (España)	Desconocida	G 19557	1	
		Gondwana (Sudáfrica)	Desconocida	G 1710	1	
Silúrico	Prídoli (?)	Avalonia (Reino Unido)	Desconocida	PG 4476	1	
	Ludlow	Báltica (Polonia)	Lower Ludlow series, <i>Gothograptus nassa</i> zone	PG 4500	3	3 ejemplar es con la sigla PG 4500
		Laurencia (Canadá)	Chert beds, Niagara Group	G 24845-G 24849	5	
	Wenlock	Avalonia (Reino Unido)	Wenlock Shales	G 7374	1	
			Wenlock Limestone	G 12573	1	
			Buildwas beds	PG 43708	1	
	Wenlock (?)	Avalonia (Reino Unido)	Desconocida	G 19553	1	
	Llandovery	Laurencia (Reino Unido)	Desconocida	G 6860-G 6864	5	
	Desconocida	Avalonia (Reino Unido)	Desconocida	GG 21816-GG 21818	3	
		Laurencia (Canadá)	Desconocida	55624	1	

		Desconocida	Desconocida	Sin sigla	1	
Ordovícico	O. Superior	Avalonia (Reino Unido)	Calymene quadrata beds	PG 64216	1	
			<i>Onnia superba</i> zone, Onniense	PG 4453	1	
			<i>Reuscholithus reuschi</i> Zone, Harnagiense	PG 4445 PG 4447 PG 4449	3	
		Gondwana, Bohemia (República Checa)	Étage D	80216	2	2 ejemplares con la sigla 80216
		Laurencia (Reino Unido)	Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group)	G 23290 G 46659-G 46661 G 46751 G 46823 G 46841 PG 4376	9	2 ejemplares con la sigla G 46660
			Upper Ardwell Group, Craighead Limestone, Sericoidea Mudstones	R 50312	1	
	O. Medio	Báltica (Suecia)	<i>Chasmops macrurus</i> limestone	G 22063	1	
		Laurencia (Reino Unido)	Llandeilo	Sin sigla	2	2 ejemplares sin sigla
			Stinchar limestone (Barr Series)	P 46610-P 46617	8	
	O. Inferior	Gondwana, Armórica (Francia)	Le Foulon A.	Sin sigla	2	2 ejemplares sin sigla
	Desconocida	Avalonia (Canadá)	Desconocida	PG 4324-PG 4327	4	
		Desconocida	Desconocida	G 7036	1	
Cámbrico	C. Superior	Báltica (Noruega)	<i>Agnostus</i> Shales	G 24860	1	
Desconocido	Desconocida	Gondwana, Bohemia (República Checa)	Étage H	PG 4351	1	

Estratigráficamente, la colección del NHM, abarca desde el Cámbrico Superior al Triásico Inferior. Y geográficamente abarca multitud de localidades en Avalonia, Báltica, Gondwana y

Laurencia. En Avalonia aparece en Gloucestershire, Pembrokeshire, Worcestershire y Yorkshire, Inglaterra; y en Montgomeryshire, Gales. En Báltica se ha encontrado en Eifel y Harz en Alemania. En Gondwana en la región de los Andes Centrales, Bohemia y Hünisruck. Y en Laurencia en los estados de Indiana, Kentucky y Nueva York en EE.UU., y en las provincias de Ontario y Québec en Canadá.

Diagnosis: Surco angular con flancos romos. Línea media marcada fundamentalmente por cambio de dirección de las costillas transversales que alternan o son coalescentes en la línea media y en el surco angular. Tipo de conexión curva flexionada. Crestas intercostales recorriendo surcos intercostales.

Diagnosis sensu McCoy (1855: p. 287): *"Shell thin, short, pyramidal, four-sided, each sided bounded by a deep longitudinal sulcus, transversely marked with ridge-like plicae; each face usually divided by a longitudinal impressed line"* (Concha delgada, corto, piramidal, cuatro lados. Cada cara limitada por un profundo surco longitudinal, transversalmente marcado con pliegues tipo cresta; cada cara dividida, normalmente, por una línea longitudinal).

Diagnosis sensu Sinclair (1940a: p. 73): *"Transverse ridges distinct, close, tuberculated; the spaces between them crossed by prominent bars or striae. No longitudinal septa on the faces of the shell"* (Crestas transversales definidas, próximas, tuberculadas; los espacios entre ellas atravesados por prominentes barras o estrías. Sin septos longitudinales en las caras de la concha).

Diagnosis sensu Shimer & Shrock (1944: p. 77): *"Shell elongated pyramidal, with transverse section quadrangular; each lateral face marked by a median longitudinal groove; surface transversely striated or ribbed; posterior (apical) portion of shell divided off by septa; aperture constricted by four lobes incurved from the margin"* (Concha piramidal alargada, con sección transversal cuadrangular; cada cara lateral marcada por un surco longitudinal mediano; superficie transversalmente estriada o con costillas; porción posterior (apical) de la concha dividida por septos; abertura formada por cuatro lóbulos curvados desde el margen).

Diagnosis sensu Babcock & Feldmann (1986a: p. 378): *"Conulariids with rods that are generally closely spaced, 9-84 rods/cm. Fewer than 60% of rods alternate at midline; more than 40% abut; two adjacent rods on a face form a single arc across the face. Apical angles small, 9-23°. Nodes, adapertural spines and adapical spines usually present and closely spaced, 1-7/mm"* (Conuláridos con costillas que están, generalmente, muy próximas, 9-84 costillas/cm. Menos del 60% de las costillas alternan en la línea media; más del 40% terminan; dos costillas adyacentes en una cara forman un único arco que atraviesa la cara. Ángulos apicales pequeños, 9-23°. Normalmente presentes y próximos nódulos, espinas adaberturales y espinas adapicales, 1-7/mm).

Posteriormente, la diagnosis de Babcock & Feldmann (1986a: p. 378) fue enmendada por Babcock *et al.* (1990: p. 898) incluyendo ángulos apicales menores, entre 6° y 23°; y tubérculos y crestas intercostales adaberturales y adapicales con una densidad mayor, de cinco a 50 en cinco milímetros. (*"Conulariids with rods that are generally closely spaced, usually 9-84 per cm; fewer than 60 percent alternate at midline; more than 40 percent abut; two adjacent rods on a*

face form a single arc across face; apical angles small, usually 6-23°; nodes, adapertural spines, and adapical spines usually present, closely spaced, usually 1-10 mm").

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. La forma de la pirámide que conforma su exoesqueleto es recta que se va estrechando hacia el vértice. La longitud puede ser menor de 40 milímetros (*Conularia simplex* Barrande, 1867), en el caso de los de menor tamaño, hasta 250 milímetros (*Conularia multicostata* Meek & Worthen, 1865), en los ejemplares de mayor tamaño. En el ancho, la variación está entre nueve milímetros (*Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842) y 35 milímetros (*Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930). Y la relación longitud/anchura oscila entre dos (*Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930) y 6,6 (*Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842). El espesor del exoesqueleto en los especímenes, de las especies, en los que se ha medido varía de 0,025 milímetros (*Conularia destinezi* Moreels, 1888) a 0,06 milímetros (*Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842). La sección transversal se ha descrito mayoritariamente de forma cuadrada, aunque también se han encontrado formas rectangulares y rómbicas, probablemente se deban a la deformación *postmortem*. El ángulo apical suele oscilar entre los 6° y 23°, aunque hay especies en las que se han observado ángulos menores, del orden de los 3° y 4°, como en *Conularia subparalela* Sandberger, 1847. La arista está recorrida por el surco angular. La línea media se marca principalmente por el cambio de dirección de las costillas transversales, al mismo tiempo que puede formar un surco, o incluso una cresta (*Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930 y *Conularia punctata* Slater, 1907). No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Con respecto a la ornamentación tenemos las costillas transversales que son coalescentes o alternan en la línea media y en el surco angular. La densidad de estas costillas es muy variable, dentro de este género, entre 4,5 y 42 unidades en cinco milímetros. La inclinación de las mismas está entre 5° y 17°. Y la forma de estas costillas suele ser arqueada, a excepción de la especie *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930 que tiene costillas transversales rectas. El ángulo intercostal formado por las costillas transversales en el punto en que se unen o alternan en la línea media varía de 116° a 162° dependiendo de las especies.

Otros elementos de la ornamentación que pueden aparecer son las costillas longitudinales, y los tubérculos que, en caso de figurar, lo hacen sobre las costillas transversales. También aparecen crestas intercostales adapicales y adaberturales, que son las que se proyectan desde la costilla transversal en el espacio intercostal. Dependiendo dónde se efectúe la proyección, si es hacia la abertura o hacia el ápice, se denominan adaberturales o adapicales. Y la densidad, tanto de los tubérculos, como de los dos tipos de crestas intercostales, se sitúa entre las 14 y 45 unidades en cinco milímetros.

Como estructuras internas del exoesqueleto tenemos los septos y las carinas, que corresponden con las invaginaciones del exoesqueleto a lo largo de las líneas medias de las caras y de las aristas del exoesqueleto respectivamente.

El tipo de abertura que encontramos dentro del género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821 es del tipo lobulado en todas las especies.

Suele aparecer con un tabique apical en todas las especies exceptuando *Conularia trentonensis* Hall, 1847 que puede tener más de tres tabiques consecutivos (Bouček, 1939).

Discusión: Como ya se ha citado más arriba, este género se caracteriza por su gran variabilidad. Lo podemos constatar, tanto desde el punto de vista del tamaño, en longitud y ancho; la forma de la línea media marcada por el cambio de la dirección de las costillas transversales, que puede formar un surco, e incluso, en algunas especies una cresta (*Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930); en la densidad de las costillas transversales; en el ángulo intercostal que éstas forman; la existencia o no de tubérculos y crestas intercostales; la gran variación, también, en la densidad de estos tubérculos y crestas intercostales.

Observaciones:

- Aunque este taxón se ha citado como descrito en el año 1818, ó 1820, ha sido erróneamente, ya que se ha tenido el ejemplar original entre las manos, gracias a la Biblioteca del NHM, y la fecha del volumen en el que se describe tanto al género como a la especie *Conularia quadrisulcata* por Sowerby está fechado en 1821 (figura 52). En el caso de 1818 es debido al manuscrito de Mr. Miller entregó a James Sowerby que fue en ese año, pero nunca fue publicado, y Sowerby tiene un volumen de su serie *The Mineral Conchology of Great Britain* que vio la luz en 1820, pero es el de 1821 (volumen 3) en el que se tratan a los conuláridos y asegura que el nombre se debe a Miller.
- La especie tipo de este género era considerada *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821 (Shimer & Shrock, 1944: p. 77), pero actualmente se ha comprobado que los especímenes que concernían a esta especie ahora pertenecen a tres especies distintas, con dos géneros distintos: *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821), *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855) y *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845) (ver dichos taxones), pertenecientes a diferentes períodos geológicos, por lo que han sido objeto de muchas controversias, además que los sintipos (Sowerby, 1821: p. 107, pl. 260: figs. 4-5; 1845a,b: p. 304, pl. 260: figs. 5-6) están actualmente perdidos. Por lo tanto, dicha especie no es representativa de este taxón que ha sido utilizado como “cajón de sastre” para incluir todas las formas pertenecientes a la familia de los conuláridos. Y, como ya anteriormente, Sinclair (1940a: p. 73) había citado la especie *Conularia niagarensis* Hall, 1852 como la más cercana al genotipo para los especímenes americanos, desde aquí se secunda su propuesta y se plantea la posibilidad de seguir con la misma especie tipo para todos los paleocontinentes.

J. Sowerby

THE
MINERAL CONCHOLOGY
OF
GREAT BRITAIN;
OR
COLOURED FIGURES AND DESCRIPTIONS
OF THOSE
REMAINS OF TESTACEOUS ANIMALS
OR
Shells,
WHICH HAVE BEEN PRESERVED AT VARIOUS TIMES AND DEPTHS IN
THE EARTH.

By **JAMES SOWERBY, F.L.S. G.S. W.S.**
HONORARY MEMBER OF THE PHYSICAL SOCIETY OF GÖTTINGEN, OF
THE SOCIETY OF JENA, &c.
AUTHOR OF BRITISH MINERALOGY, EXOTIC MINERALOGY, BRITISH
MISCELLANY, ENGLISH FUNGI, A BOTANICAL
DRAWING BOOK, AND A NEW ELUCIDATION
OF COLOURS;
DESIGNER OF ENGLISH BOTANY, &c.

Many, O Lord my God, are thy wonderful works which thou hast done;
they cannot be reckoned up in order to thee: if I would declare and speak
of them, they are more than can be numbered.

PSALM xl. 5.

VOL. III.

LONDON:

Printed by W. ARDING, 21, Old Bowell Court, Carey Street.
And sold by the Author, J. SOWERBY, No. 2, Mead Place, Lambeth;
LONGMAN and Co. and SHERWOOD and Co. Paternoster Row, &c.
MDCCCXXI.

Figura 52. Primera página de la obra de James Sowerby (1821)

- La diagnosis que dieron Babcock *et al.* (1990) que enmienda la anterior de Babcock & Feldmann (1986a) se debe a la inclusión de las especies *Conularia clarkei* Babcock, 1990 y *Conularia paraguayensis* Babcock, 1990, con una mayor densidad de tubérculos y crestas intercostales, y ángulos apicales menores respectivamente.
- En la lista de sinonimias se ha incluido *Conularia* Miller *in* Sowerby, 1821 *in* Shimer & Shrock, 1944 en parte, con una “p.” (*pro partim*) que le precede acorde a la terminología de Matthews (1973), ya que se han incluido especies que actualmente se consideran que están en otro género distinto como *Paraconularia crustula* (White, 1880) y *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860).
- Babcock *et al.* (1987a) llegan a inducir que este género debió de ser más frágil que otros, al haber encontrado un mayor número de especímenes de este género con cicatrices de tipo ondulado, que se producen cuando el organismo sufre una pequeña herida, que afecta a la abertura y a la producción de posteriores costillas transversales. Las heridas que causaron estas cicatrices se pudieron originar por agrupamiento de los individuos o por ciertos depredadores, como los durófagos.

Especies que incluye la colección del NHM:

<i>Conularia albertensis</i> Reed, 1925	(*)
<i>Conularia brevicornuta</i> Slater, 1907	
<i>Conularia bundenbachia</i> Richter & Richter, 1930	(*)
<i>Conularia crassa</i> Slater, 1907	
<i>Conularia desiderata</i> Hall, 1861	
<i>Conularia destinezi</i> Moreels, 1888	(*)
<i>Conularia forbesi</i> sp. nov.	(*)
<i>Conularia gemuendina</i> Richter & Richter, 1930	(*)
<i>Conularia gerolsteinensis</i> Archiac & Verneuil, 1842	(*)
<i>Conularia mediorhenana</i> Fuchs, 1915	(*)
<i>Conularia montana</i> Priestersbach, 1925	
<i>Conularia niagarensis</i> Hall, 1852	
<i>Conularia perneri</i> Želízko, 1911	
<i>Conularia planiseptata</i> Slater, 1907	(*)
<i>Conularia plicata</i> Slater, 1907	(*)
<i>Conularia proteica</i> Barrande, 1867	
<i>Conularia sica</i> sp. nov.	
<i>Conularia simplex</i> Barrande, 1867	
<i>Conularia subparalela</i> Sandberger, 1847	
<i>Conularia subcarbonaria</i> Meek & Worthen, 1865	
<i>Conularia trentonensis</i> Hall, 1847	

(*) especies que se han estudiado.

***Conularia albertensis* Reed, 1925**

(Lámina 6: figuras 1-2)

- 1892 *Conularia undulata* Ulrich, 31-33, pl. 3: figs. 6a–6b.
- 1908 *Conularia undulata* Ulrich, 1892 *sensu* Knod, p. 513, pl. 24: figs. 1-2; pl. 31: fig. 3.
- 1923 *Conularia* sp. Kozłowski, 70-71, pl. 7 : fig. 7.
- * 1925 *Conularia africana* var. *albertensis* Reed, p. 104, pl. 7: figs. 3, 3a-b.
- 1948a *Mesoconularia?* *albertensis* (Reed, 1925) ; Sinclair, p. 114.
- 1956a *Ctenoconularia* sp. Moore & Harrington, 1956, F36: figs. 26: 1a-1b.
- 1987a *Conularia albertensis* Reed, 1925; Babcock *et al.*, p. 101: fig. 10B.
- 1987b *Conularia albertensis* Reed, 1925; Babcock *et al.*, 216-217, fig. 3a-c.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia africana* var. *albertensis* Reed, 1925, de las Bokkeveld Series del Devónico Inferior. Procedente de la localidad de Port Albert (Sudáfrica). Se localiza en el *McGregor Museum* (Kimberly, Sudáfrica), con la sigla MGM 2017. Descrito y figurado por Reed (1925: p. 104, pl. 7: figs. 3a-b), e ilustrado, también, por Babcock *et al.* (1987b: p. 217: fig. 3A) y Babcock *et al.* (1987a: p. 101: fig. 10.B).

Distribución estratigráfica: Se distribuye dentro de Devónico entre las Bokkeveld Series (Devónico Inferior), Icla Formation (Devónico Inferior), Belén Formation (Devónico Inferior) y probablemente en la Huamampampa Formation (Devónico Medio).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en las localidades: Port Albert (Sudáfrica); Icla, Monteaguda, Sucre y Zudáñez del departamento de Chuquisaca (Bolivia); Belén del departamento de La Paz (Bolivia); Carangas del departamento de Oruro (Bolivia); Pumenabaquí del departamento de Beni (Bolivia); y en Taraco (Perú).

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de este taxón, de formación desconocida y sin localidad. Tiene la sigla T72. Seguramente del Devónico, al igual que el resto de los 38 ejemplares registrados de otras colecciones (*McGregor Museum* de Kimberly en Sudáfrica; *United States National Museum of Natural History* de Washington D.C. en EE.UU.; *Field Museum of Natural History* de Chicago en EE.UU.; *Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* de Santa Cruz en Bolivia; y *Museo de Historia Natural Alcide d'Orbigny* de Cochabamba en Bolivia).

Diagnosis: Costillas transversales coalescentes en la línea media y surco angular, con una densidad de unas diez unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Una especie con la que Babcock *et al.* (1987b: p. 216) relacionó a *Conularia albertensis* Reed, 1925 es *Conularia quichua* Ulrich in Steinmann & Doderlein, 1890, que también es del Devónico de Bolivia. En el caso de *Conularia quichua* Ulrich in Steinmann & Doderlein, 1890 tiene costillas transversales con conexión de tipo arco gótico en la región apical y de curva angulosa en el resto del exoesqueleto, a diferencia de *Conularia albertensis* Reed, 1925 que tiene conexión del tipo arco gótico flexionado en la región apical y de forma curva flexionada en el resto del exoesqueleto. Si nos fijamos en la densidad de los tubérculos y crestas intercostales, es mayor en la especie *Conularia quichua* Ulrich in Steinmann & Doderlein, 1890, que oscila de 20 a 25 unidades en cinco milímetros. En lo que respecta al ángulo apical es ligeramente mayor en *Conularia albertensis* Reed, 1925, de 16° a 27°, que en *Conularia quichua* Ulrich in Steinmann & Doderlein, 1890, que varía de 11° a 24°.

Por otra parte, Babcock *et al.* (1987b: p. 216) relacionaron a la especie objeto de estudio con *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856), esta última tiene el ángulo apical mayor, de 19° a 39°, suave línea media en cresta, o marcada únicamente por el cambio de dirección de las costillas transversales, y menor densidad de las mismas, normalmente del orden de 4 a 7,5 unidades en cinco milímetros, a diferencia de *Conularia albertensis* Reed, 1925 que tiene un ángulo apical de 16° a 27°, y la densidad de las costillas transversales es de 11 a 15 unidades en cinco milímetros. Además la especie que nos ocupa tiene costillas transversales que siempre coinciden en la línea media y poseen crestas intercostales adapicales que no poseen *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856).

Y por último, Babcock *et al.* (1990: p. 899) relacionaron a *Conularia albertensis* Reed, 1925 con *Conularia clarkei* Babcock, 1990. Ésta del Devónico Inferior de Sudamérica y África. Ambas especies tiene ángulos apicales similares y con costillas transversales coalescentes en la línea media, pero se diferencian fundamentalmente en la densidad de las costillas transversales, de los tubérculos y de las crestas intercostales, que es casi el doble en *Conularia clarkei* Babcock, 1990 con unas 24 a 26 costillas transversales en cinco milímetros y de 30 a 50 unidades, tanto de tubérculos como de crestas intercostales adapicales, como adaperturales, en cinco milímetros.

Diagnosis sensu Reed (1925: p. 31): “*Shell elongated pyramidal, quadrangular in cross section, rectangular, tapering to apex at about 1 in 3, and slightly curved to one side. Sides flat, of unequal width, the anterior and posterior faces being wider than the lateral ones; each face marked with strong impressed median longitudinal line and each angle infolded and grooved for its whole length; faces crossed by regular equal equidistant thick transverse threads-like lines (ribs), very minutely granulated along sharp crest, gently arched upwards, but not angulated on crossing median longitudinal line nor alternating on opposite sides of it; 8-9 transverse lines in a space of 5 mm, separated by concave rounded smooth grooves fully twice the width*” (Concha piramidal alargada, cuadrangular en sección transversal, rectangular, disminuyendo hacia el ápice aproximadamente 1 en 3, ligeramente curvada a un lado. Caras planas, de ancho desigual, las caras anterior y posterior siendo más anchas que las laterales; cada cara marcada con una fuerte línea longitudinal mediana y cada ángulo replegado y surcado en la totalidad de su longitud; caras atravesadas por gruesas líneas transversas

(costillas) tipo hilo, equidistantes, iguales y regulares, minuciosamente granuladas en forma de cresta, ligeramente arqueadas hacia arriba, pero no anguladas al cruzar la línea longitudinal mediana, ni alternando en las caras opuestas; 8-9 líneas transversas en un espacio de 5 mm, separadas por surcos cóncavos lisos del doble de anchos).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. La forma de la pirámide que conforma su exoesqueleto es recta. El ejemplar consta de molde positivo y negativo con una cara y la mitad de otra que mide 34 milímetros de longitud y 18 milímetros de ancho, que en reconstrucción tuvo que medir al menos 58 milímetros de longitud y 21 milímetros de ancho, con lo que la relación longitud/anchura es de 2,76. La sección transversal parece que fuese cuadrada. El ángulo apical original estaría próximo a los 18°. Surco angular atravesado por la ornamentación. Los flancos de este surco son romos. Las caras son planas o ligeramente cóncavas. La línea media que divide a la cara en dos mitades iguales está formada por el cambio de dirección de las costillas transversales. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada fundamentalmente por costillas transversales, que son coalescentes aberturalmente y también parecen serlo apicalmente, en la línea media. Tienen una densidad media de 11 unidades en cinco milímetros en las proximidades de la región abertural y apical, siendo más elevada, del orden de 15 unidades en cinco milímetros en la parte media del exoesqueleto. La inclinación de las costillas está entre los 9° y 14°. Y la forma de las costillas es arqueada, con el tipo de conexión arco gótico flexionado en la región apical y de forma curva flexionada en el resto del exoesqueleto.

Otros elementos de la ornamentación son los tubérculos y las crestas intercostales. Los primeros se sitúan sobre las costillas transversales, y los segundos se proyectan desde las mismas, tanto adapical como adaberturalmente. Ambos tipos de elementos, tubérculos y los dos tipos de crestas intercostales, están en una densidad de 15 a 20 en cinco milímetros.

No tiene terminaciones aberturales, pero el tipo de abertura que se le ha relacionado en la literatura es lobulada (Kiderlen, 1937: p. 132). Tampoco se observa ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Se ha descrito que la densidad de las costillas transversales aumenta apicalmente, pudiendo llegar hasta 18 unidades en cinco milímetros (Babcock *et al.*, 1987b: p. 216). En el caso del espécimen estudiado no se ha podido observar, ya que se conserva, tan sólo, parcialmente. En este espécimen en cuestión hay mayor densidad de costillas en la parte media del exoesqueleto en el molde positivo, posiblemente esta acepción sea un efecto tafonómico.

La forma de la abertura no es una característica importante para la distinción de la especie, debido a que no se suele conservar, y sólo se ha llegado a mencionar en esta especie por Kiderlen (1937: p. 132).

Tampoco se ha observado la sección transversal, con sus carinas y septos que recorren en el sentido longitudinal las aristas y líneas medias en el interior del exoesqueleto.

Observaciones:

- Se han citado ejemplares de *Conularia albertensis* Reed, 1925 en las Bokkeveld Beds que fueron considerados, en un principio, una variedad de *Conularia africana* Sharpe, 1856 (Babcock *et al.*, 1987b), pero realmente *Conularia albertensis* Reed, 1925 difiere desde un ángulo apical más pequeño, unos 10º menos, hasta en la densidad de los tubérculos y crestas intercostales que es mayor.
- La inclusión en la lista de sinonimia de los ejemplares citados por Ulrich (1892) como *Conularia undulata* Conrad, 1841, del Devónico de Bolivia, se debe a que tienen costillas transversales con conexión tipo arco gótico en la región apical y arco gótico flexionado en el resto del exoesqueleto, a diferencia de *Conularia undulata* Conrad, 1841 que sólo tiene costillas transversales de forma curva flexionada. Después del estudio de las ilustraciones de estos especímenes, Babcock *et al.* (1987b: p. 217) sacan la conclusión que *Conularia undulata* Conrad, 1841 *sensu* Ulrich, 1892 es coespecífico de *Conularia albertensis* Reed, 1925.
- Babcock *et al.* (1987a: p. 103) consideran que el engrosamiento longitudinal que hay en la línea media en esta especie, pueda ser debido a un mecanismo de defensa, para aumentar la supervivencia ante los ataques letales de los depredadores, originándoles, no sólo heridas que produjeron cicatrices de tipo ondulado, sino también de tipo corrosión, en las que hay grandes pérdidas de exoesqueleto.

Babcock *et al.* (1987a) reflexionan sobre tres aspectos: 1) la escasa diversidad de invertebrados marinos antes del Ordovícico; 2) las cicatrices de tipo ondulado que son muy frecuentes a partir de este período y que han podido ser causadas por cefalópodos, o artrópodos, o incluso por ellos mismos, en el caso de grupos de conuláridos; y 3) que las heridas más graves suelen encontrarse a partir del Devónico y podrían ser debidas a depredadores durófagos que se desarrollaron en el Silúrico y el Devónico. Relacionando este aumento del número de heridas subletales en conuláridos posteriores al Silúrico, con el aumento de la diversidad de los depredadores, estos autores llegaron a concluir que, probablemente, los conuláridos desarrollaron elementos de protección, con lo que se explicaría una mayor supervivencia a las agresiones de los depredadores.

***Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930**

(Lámina 6: figuras 3-6)

* 1930 *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, p. 163, fig. 3.

1932 *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930; Opitz, 124-130, figs. 121-122.

1964 *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930; Kutscher & Kümmerle, p. 56, pl. 4: fig. 3.

1994 *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930; Hergarten, 276-278, figs. 2, 3.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930, del Hunsrückschiefer, edad Emsiense inferior (Devónico Inferior). Procedente de la Mina Eschenbach, en Hunsrück (Alemania). La última vez de la que se tiene referencia del holotipo se encontraba en el *Deutsches Bergbau-Museum Bochum* (Alemania) (Hergarten, 1994: p. 276), pero actualmente está perdido. Descrito y figurado por Richter & Richter (1930: p. 163, fig. 3).

Paratipo: *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930, del Hunsrückschiefer, edad Emsiense inferior (Devónico Inferior). Procedente de la Mina Eschenbach, en Hunsrück (Alemania). Se localiza en *Senckenberg Natural History Museum* (Frankfurt, Alemania) con la sigla SMF XIV 6a. Figurado por primera vez por Hergarten (1994: p. 278: fig. 3).

Topotipo: *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930, del Hunsrückschiefer, edad Emsiense inferior (Devónico Inferior). Procedente de Bundenbach, en Hunsrück (Alemania). Se localiza en el NHM, con la sigla PG 4201 (Lámina 6: figuras 3-6). Descrito por Richter & Richter (1930: p. 163).

Distribución estratigráfica: Aparece en Hunsrückschiefer, edad Emsiense inferior (Devónico Inferior).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en las minas Eschenbach y Herrenberg y la localidad de Birkenfeld, en Bundenbach, región de Hunsrück (Alemania).

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie, conservada en pizarra. Es un topotipo (PG 4201), del Hunsrückschiefer, edad Emsiense inferior (Devónico Inferior); procedente de Bundenbach, en Hunsrück (Alemania). El NHM compró este espécimen a W. M. Lechman en 1935.

Diagnosis: Costillas transversales rectas en región apical, que se van curvando con convexidad adabertural en el resto del exoesqueleto. Costillas transversales coalescentes en línea media y en surco angular; portan tubérculos, unas 40 unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Algunas de las especies con las que se puede relacionar *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930, también del Hunsrückschiefer, del Devónico Inferior de Hunsrück (Alemania), son: *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930; *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915; *Conularia hunsrueckiana* Hergarten, 1994; y *Conularia tulipina* Richter & Richter 1939. Estas dos últimas no figuran en la colección del NHM, ni en los museos españoles consultados, pero se han podido comparar en las publicaciones dónde fueron descritos estos taxones.

Conularia bundenbachia Richter & Richter, 1930 se diferencia, principalmente, de *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930, *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915, y *Conularia tulipina* Richter & Richter 1939, en que estas últimas tienen las costillas transversales arqueadas, a diferencia de la primera que son rectilíneas.

En el caso de comparar *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930 con *Conularia hunsrueckiana* Hergarten, 1994, esta última la diferenciaremos al ser de mayor tamaño, tanto en longitud como en ancho, teniendo una relación longitud/anchura de 2,5 y no de 2 como en la primera especie, por tener una menor densidad de costillas transversales, del orden de 4 a 10 unidades en cinco milímetros, a diferencia de *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930 que tiene de 9 a 18 en cinco milímetros. En el caso de los tubérculos, su densidad puede ser menor en *Conularia hunsrueckiana* Hergarten, 1994, que tiene una variación de 23 a 27 unidades en cinco milímetros, y en la especie que nos ocupa varía de 14 a 40 en cinco milímetros.

Diagnosis sensu Richter & Richter (1930: p. 163): “Eine *Conularia* mit gleichseitig-viereckigem (offenbar quadratischem) Querschnitt. Kanten mit schmaler, scharfer Furche. Keine Mittellinie ausgebildet. Keine Querrunzeln. Zwischen breiten Furchen stehen scharfe Querrippen, die ohne Ablenkung gerade über die Seiten verlaufen. Auf den Querrippen deutliche Knötchen; in Längsreihen angeordnet, aber nicht miteinander zu Längsleistchen verschmelzend. Anzahl der Querrippen auf 5 mm 8 (hinten) bis 18 (vorn; bzw. 19); die Dichte nimmt also mit dem Wachstum zu! Anzahl der Knötchen auf 5 mm 10-14 (bzw. 16-22). Verhältnis Querrippen:Knötchen = 1:1,3 (bzw. 1:1,22)” (Una *Conularia* con sección transversal cuadrangular (aparentemente cuadrada). Aristas con un surco estrecho y agudo. Sin marca de línea media. Sin pliegues transversales. Costillas transversales agudas que recorren las caras sin interrupción alguna, y se sitúan entre amplios surcos. Sobre las costillas transversales hay nódulos que tienen una disposición longitudinal, pero sin llegar a ser coalescentes. El número de costillas transversales varía de 8 (abertura) a 18 (e incluso 19 apicalmente) en 5 mm; por tanto, la densidad se incrementa con el crecimiento! El número de tubérculos es de 10-14 en 5 mm (también 16-22). La relación costillas transversales:tubérculos = 1:1,3 (también 1:1,22)).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. La forma de la pirámide que conforma su exoesqueleto es recta que se va estrechando hacia el vértice. La longitud del exoesqueleto es

de 73 milímetros, y el ancho de unos 23 milímetros, dando una relación longitud/anchura de tres. El ángulo apical puede oscilar de 11º a 14º. La arista posee un fuerte surco angular que la recorre, formando a ambos lados del mismo flancos romos. Las caras no son lisas, portan una ornamentación formada por costillas transversales muy finas. La línea media apenas marcada por una ligera desviación de las costillas transversales. No se observan líneas secundarias ni accesorias.

Dentro de los elementos de la ornamentación tenemos las costillas transversales que son coalescentes en la línea media y en el surco angular y tienen una densidad media de 9 a 18 unidades en cinco milímetros. La inclinación de las mismas es de 8º. La forma de estas costillas es rectilínea en la región apical y se curvan en el resto del exoesqueleto, con la convexidad adabertural, formando un ángulo intercostal de unos 165º de media. El tipo de conexión de las costillas transversales es de arco gótico. Éstas portan tubérculos con una densidad que varía de 40 unidades en la región apical, hasta 14 en la abertural, en una distancia de cinco milímetros. La densidad de las costillas transversales no sigue una relación con la densidad de los tubérculos, sino que parece ser contraria. Es decir, cuando la densidad de los tubérculos descende en la región abertural, aumenta la de las costillas transversales y viceversa.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Como ya apuntó Hergarten (1994: p. 276), la distribución de los tubérculos parece ser independiente de la densidad de las costillas transversales, teniendo menor densidad de tubérculos en la región adabertural, con unos 14 en cinco milímetros, que en la apical, con 40 en cinco milímetros, al contrario que las costillas transversales que tienen una densidad mayor en la región abertural, con unas 18 unidades en cinco milímetros, que en la región apical con una densidad de 10 unidades en cinco milímetros.

Observación:

- Hergarten (1994: p. 276) sometió el paratipo SMF XIV 6a (del *Senckenberg Natural History Museum* [Frankfurt, Alemania]) a rayos-X para poder observar alguna estructura interna en esta especie, pero no se pudo observar estructura alguna. La absorción de los rayos en el material era distribuida sólo en la capa externa del exoesqueleto como un fino velo que corresponde a los depósitos de cristales de pirita.

***Conularia destinezi* Moreels, 1888**

(Lámina 7: figuras 1-3)

* 1888 *Conularia destinezi* Moreels, 118-120, figs. A-B.

Serie tipo :

De la colección de Moreels (1888) hay siete sintipos de la que elegimos un lectotipo (Moreels, 1888: p. 119: figs. A-B), y el resto pasa, por tanto, a ser paralectotipos.

Lectotipo: *Conularia destinezi* Moreels, 1888 de las capas “*phtanites*”, del Pennsylvaniense Inferior (Carbonífero), de Argenteau, en Valonia (Bélgica). Se presupone que figuran en la colección geológica de la Universidad de Liège (Bélgica). Descrito y figurado por Moreels (1888: p. 119: figs. A-B).

6 paralectotipos: *Conularia destinezi* Moreels, 1888 de las capas “*phtanites*”, del Pennsylvaniense Inferior (Carbonífero), de Argenteau, en Valonia (Bélgica). Cuatro o cinco de estos tipos se presupone que figuran en la colección geológica de la Universidad de Liège (Bélgica), y el o los restantes en paradero desconocido actualmente. Descritos por Moreels (1888: pp. 118-120).

Distribución estratigráfica: Aparece en las capas “*phtanites*”, del Pennsylvaniense Inferior, (Carbonífero).

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Avalonia, en el condado de Argenteau, región de Valonia (Bélgica).

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie, de la *Assize de Chokner* del Pennsylvaniense Inferior (Carbonífero). La ubicación geográfica exacta donde fue encontrado este espécimen es Parc de M. Van Zuylen, Argenteau, en Liège (Bélgica). Está siglado como PG 4361, y es de destacar la impresión de las terminaciones aberturales. Este ejemplar se obtuvo de un intercambio del NHM con el *Musè Royal d'Histoire Naturelle de Bruselas* en 1935.

Diagnosis: Ángulo apical de 18°. Densidad de las costillas transversales varía de ocho a 16 unidades en cinco milímetros de región abertural a apical respectivamente.

Diagnosis diferencial: Similar a la especie *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) del Carbonífero. Se diferencia fundamentalmente por la densidad de las costillas transversales, que en el caso de *Conularia destinezi* Moreels, 1888 tiene el doble de densidad en la región

apical que en la abertural, y por menor ángulo apical, doble de densidad de tubérculos, existencia de crestas intercostales y presencia de surco angular en *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821).

Moreels (1888) también relacionó *Conularia destinezi* Moreels, 1888 con otras especies carboníferas: *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883) y *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844). Pero, *Conularia destinezi* Moreels, 1888 se diferencia de estas especies, primordialmente, en el ángulo apical y tamaño. En el caso de *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844), en la forma de la línea media, que se marca por el cambio de las costillas transversales o ligeramente surcada, y no en cresta, y en su menor tamaño y mayor ángulo apical. Y en lo que se refiere a *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883), se diferencia, fundamentalmente, en mayor relación longitud/anchura, distinto tipo de conexión de las costillas transversales, arco gótico y no curva flexionada, existencia de tubérculos y falta de surco angular.

Diagnosis sensu Moreels (1888: p. 118): “*Les faces de la pyramide paraissant égales entre elles, la section devait être un carré ou un losange.*

L’angle au sommet des faces est assez variable par suite des déformations subies par le fossile; il varie entre 18° et 24°.

Chaque face est divisée par une rainure médiane, faible, mais distinctive.

Le test, excessivement mince, à peine d’un quart de millimeter d’épaisseur, est lisse à l’intérieur, mais présente, à l’extérieur, une série de stries transverses, saillantes; elles sont inclinées vers le sommet, parallèles à l’ouverture de la coquille et leur écartement diminue régulièrement de la base au sommet de la pyramide. C’est ainsi que l’on compte huit stries par demi-centimètre, à la base, et le double vers le sommet” (Las caras de la pirámide parecen iguales entre ellas, la sección tuvo que ser un cuadrado o un rombo.

El ángulo en el vértice de las caras es bastante variable debido a las deformaciones sufridas por el fósil, varía entre 18° y 24°.

Cada cara es dividida por una ranura mediana, débil, pero distinguible.

La concha, excesivamente delgada, apenas con un cuarto de milímetro de espesor, es lisa en el interior pero, presenta en el exterior un conjunto de prominentes estrías transversales que están inclinadas hacia el vértice, paralelas a la abertura del exoesqueleto y cuyo espaciado disminuye regularmente de la base al vértice de la pirámide. Es así que se pueden contabilizar ocho estrías en medio centímetro, en la base, y el doble hacia el vértice).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. La forma de la pirámide que conforma el exoesqueleto del fragmento estudiado es recta, con una longitud de unos 12,20 milímetros y un ancho de 8 milímetros. Probablemente alcanzó los 30,20 milímetros de longitud, con lo que la relación longitud/anchura es de 3,77. No se puede saber la sección transversal que debió de tener, debido al aplastamiento del espécimen. El ángulo del apical es de 18°. Suave surco angular. Los flancos parecen ser romos. Caras planas, ornamentadas con costillas transversales. Estas caras están divididas por la línea media de forma sinuosa, marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales y por un suave surco en determinadas zonas de su trayectoria. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

Los elementos de la ornamentación son costillas transversales y tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes en la línea media, y parece vislumbrarse que también lo son en la arista. Tienen una densidad de 12 unidades en cinco milímetros en la mitad distal del exoesqueleto. La inclinación es de 16°. La forma de las mismas es en chrevon, siguiendo una disposición paralela a la abertura del exoesqueleto y con el tipo de conexión de arco gótico. El ángulo intercostal es de 141°. Por otra parte, están los tubérculos que portan estas costillas transversales, los cuales están muy deteriorados y en los que apenas se puede discernir su densidad, que es de unos 12 tubérculos en cinco milímetros. Surcos intercostales con un ancho aproximado de un tercio del ancho de las costillas transversales.

Con terminaciones aberturales triangulares, que tienen una longitud de casi cuatro milímetros, es decir, el 25,88 % de la longitud del espécimen.

No se ha podido observar ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Esta especie tiene la línea media fundamentalmente marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales, y no, únicamente, por un surco como había descrito Moreels (1888). Es probable, que la existencia o no de este surco y la forma sinuosa de la línea media, esté estrechamente relacionada con la conservación del espécimen. El ejemplar objeto de estudio está muy aplastado, por lo que esta característica puede estar encubierta por el aplastamiento.

El espécimen estudiado es un individuo de menor tamaño que los descritos por Moreels, y se diferencia, también, en una mayor densidad de las costillas transversales, ligeramente mayor en la parte abertural del exoesqueleto, del orden de 12 unidades, y no ocho como citó Moreels (1888). Aquí, hay que tener en cuenta la variedad intraespecífica y el tamaño del espécimen.

Observación:

- Hasta ahora los especímenes descritos, incluyendo el ahora descrito del NHM, muestran tal compresión del exoesqueleto que están en contacto las caras opuestas del exoesqueleto y muchas de las características diagnósticas son apenas visibles.
- La sección transversal no se puede ver en el fragmento estudiado, pero según Moreels (1888) varía de cuadrada a rómbica. Probablemente la sección rómbica se deba a la deformación sufrida por el exoesqueleto en los procesos tafonómicos.

- Esta especie está dedicada a Pierre Destinez, profesor de Geología de L. Moreels en la Universidad de Liège, el cual acompañó a Moreels en el campo, en la recogida de los fósiles. Seguramente, acompañaría al autor en la recogida de los sintipos, aunque Moreels (1888) sólo menciona que el Pierre Destinez le acompañaba en las salidas de campo.

***Conularia forbesi* sp. nov.**

(Lámina 7: figuras 4-6)

Derivatio nominis:

Especie dedicada al famoso antropólogo David Forbes, descubridor de los artefactos de la cultura hawaiana en una cueva de Kawaihae, en Big Island, en 1905. Este nombre ya figuraba en la etiqueta de la colección (ver observaciones).

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia forbesi* sp. nov. del Silúrico de Bolivia, sin ubicación del yacimiento. Se localiza en el NHM con la sigla PG 4461 (lámina 7: figs. 4-6).

Distribución estratigráfica: Aparece en el período Silúrico.

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Gondwana, en los Andes Centrales. De yacimiento desconocido en Bolivia.

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie. Proviene del Silúrico (época desconocida) de Bolivia, sin ubicación del yacimiento. Está siglado como PG 4461.

Este espécimen fue adquirido por el Museo Británico en 1911, legado por la *Geological Society* de Londres, proveniente de la *David Forbes Collection*.

Diagnosis: Aristas sin surcar y costillas transversales atravesándolas sin desviar su dirección. Baja densidad de estas últimas, nueve unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Otra forma que coincide estratigráficamente con la que nos ocupa es la etiquetada como *Conularia sica*, de la que tampoco tenemos ninguna información de la misma, tan sólo la etiqueta que tiene adjunta (*nomen nudum*). Difiere drásticamente de la misma. Por una parte, por la no continuidad de las costillas transversales en la zona de la línea

media, por la forma de las mismas, que no es casi recta, ni tiene el ángulo intercostal próximo a los 180° como se puede observar en *Conularia sica*.

Una observación a tener en cuenta es el nombre de la especie de *Conularia sica*, que al igual que *Conularia forbesi*, no se tiene más información que la de su etiqueta. El nombre de esta especie coincide con *Sphenothallus sica*, pero no tiene relación alguna con este taxón referido, como los conuláridos, con los escifozoos (Van Iten *et al.*, 2002).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. La forma de la pirámide que conforma su exoesqueleto parece ser recta, acorde al fragmento estudiado. Se pueden observar dos caras parcialmente. Este espécimen incompleto tiene una longitud de 24 milímetros, y probablemente alcanzó los 87,5 milímetros y un ancho de 41,6 milímetros, con una relación longitud/ancho de 2,10. La sección transversal no se puede observar en este fragmento. El ángulo apical pudo ser de unos 26° según la reconstrucción del espécimen en cuestión. No se observa ninguna arista. Parece, a primera vista, que en el extremo derecho hay una arista en cresta, de flancos agudos, con ornamentación coalescente en la misma. Pero realmente lo que se ve es el plegamiento de la cara, de la mitad derecha según se observa, sin existir arista. Sólo tenemos que observar que en la parte izquierda, la mitad de la cara tiene mayor ancho. La línea media está marcada fundamentalmente por el cambio de dirección de las costillas transversales que coinciden en la misma. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por en costillas transversales, tubérculos y crestas intercostales adaberturales. Las costillas son coalescentes y alternantes en la línea media, en el mismo espécimen; y no se puede saber en la arista. Estas costillas transversales tienen una densidad de unas nueve unidades en cinco milímetros. La inclinación de las mismas es de 6,5°. Con forma recta y componen un ángulo intercostal que es de 135°. El tipo de conexión de las costillas es arco gótico. Las costillas transversales portan tubérculos muy suaves, en una densidad de 6,5 unidades en cinco milímetros. Y de las costillas salen las crestas intercostales adaberturales con la misma densidad que los tubérculos.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Es, hasta ahora, la única especie sin surco angular dentro del género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821. Pero este taxón tiene las características que lo definen dentro del género como son, el ángulo apical, la línea marcada fundamentalmente por el cambio de dirección de las costillas transversales, y los tubérculos.

Observaciones:

- Los caracteres que diferencian a esta especie del resto de la colección y de los taxones descritos en la literatura, no parecen ser anomalías. De hecho, este ejemplar fue previamente diferenciado y denominado con el nombre actual, aunque no fue validado.
- El espécimen estaba etiquetado como *Conularia forbesi*, pero, no hay ninguna información, ni en la bibliografía, ni en el listado de especies de la Comisión Internacional

de Nomenclatura Zoológica de alguna especie con dicho nombre, ha sido, por tanto, *nomen nudum*, hasta la descripción y validación actual.

***Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930**

(Lámina 8: figuras 1-2)

* 1930 *Conularia gemündina* Richter & Richter, 163-164, fig. 4a-b.

1932 *Conularia gemündina* Richter & Richter, 1930; Opitz, 124-130, fig. 123.

1964 *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930; Kutscher & Kümmerle, 56-57, pl. 4: fig. 4.

1994 *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930; Hergarten, p. 275.

Serie tipo:

Neotipo: *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930 del Hunsrückschiefer, del Emsiense inferior (Devónico Inferior); y de la localidad de Gemünden, en Hunsrück (Alemania). Localizado en el NHM con la sigla PG 4200 (lámina 8: figs. 1-2).

Holotipo: *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930 del Hunsrückschiefer, del Emsiense inferior (Devónico); y de la localidad de Gemünden, en Hunsrück (Alemania). Actualmente no se localiza en el *Museum für Naturkunde* (Humboldt-Universität, Berlín, Alemania), que es donde figuraba con la sigla MB.Co.72. Descrito y figurado por Richter & Richter (1930: p. 163, figs. 4a-b).

Distribución estratigráfica: Aparece en Hunsrückschiefer, del Emsiense inferior (Devónico Inferior).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en la región de Hunsrück. Aparece en las localidades de Gemünden, Bundenbach y Altlayenkaul (al N de Kirn, río Nahe).

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie, el neotipo. Proviene del Hunsrückschiefer, del Emsiense inferior (Devónico Inferior); y la localidad de Gemünden, en Hunsrück (Alemania). El NHM compró este espécimen a W. M. Lechman en 1935. Está siglado como PG 4200.

Diagnosis: Línea media ancha, ligeramente marcada por una elevación, atravesada por costillas transversales que son coalescentes en la misma y con fuerte convexidad adabertural en dicha zona. Costillas estrechas, con forma recta, separadas por amplios surcos intercostales que son atravesados por crestas intercostales.

Diagnosis diferencial: *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930 tiene cierta similitud con *Conularia subparallela* Sandberger, 1847 que también aparece en el Devónico de Alemania, siendo de mayor tamaño, con mayor ángulo apical, mayor ángulo intercostal en el caso de *Conularia subparallela* Sandberger, 1847.

Con otra especie que lo ha relacionado Hergarten (1994: p. 283) es con *Conularia mayenensis* Hergarten, 1994, también del Devónico de Alemania. Pero, *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930 difiere, fundamentalmente, por el distinto curso de las costillas transversales.

Diagnosis sensu Richter & Richter (1930: p. 163): “Eine *Conularia* mit gleichseitig-viereckigem (offenbar quadratischem) Querschnitt. Kanten mit scharfer Furche. Mittellinie als schwache, kielartige Erhabenheit leicht betont, ohne die Seiten zu brechen. Keine weiteren Linien zwischen Kante und Mittellinie. Keine Querrunzeln. Querrippen an der Mittellinie stark mundwärts gebogen; ihre Schenkel geradlinig, mit 100° gegeneinander geneigt. Die Querrippen sind schmale, sehr bestimmte Leistchen zwischen breiten Furchen. Dazwischen noch feinere, aber ebenfalls sehr bestimmte Längsleistchen, die den ganzen Zwischenraum zwischen den Graten zweier Querrippen einnehmen, aber auf dem Grat selbst weniger deutlich sichtbar werden. Die Längsleistchen zwischen zwei Querrippen ordnen sich mit denen davor und dahinter nicht zu ausgesprochenen Längsleisten über das Gehäuse aneinander. Anzahl der Querrippen auf 5 mm 18 (hinten) bis 14 (vorn); die Dichte nimmt also mit dem Wachstum ab. Anzahl der Längsleistchen auf 5 m 44. Verhältnis Querrippen:Längsleistchen=1:3,1” (Una *Conularia* con sección transversal cuadrangular-equilateral (aparentemente cuadrada). Aristas con surcos agudos. Débil línea media, como una ligera elevación en forma de quilla, sin romper las caras. Sin más líneas entre los márgenes y la línea media. Sin pliegues transversales. Costillas transversales que en la línea media se recurvan fuertemente hacia la abertura; sus ramas son lineales, enfrentándose en 100°. Las costillas transversales son estrechas, forma de barras entre amplios surcos, siendo, incluso, más finas entre ellos. También, barras longitudinales que atraviesan el espacio entre dos costillas transversales, siendo menos visibles en la costilla transversal misma. Las barras longitudinales entre dos costillas transversales se disponen delante y detrás de aquéllas, sin llegar a formar costillas longitudinales a lo largo del exoesqueleto. El número de costillas transversales es de 18 (apicalmente) a 14 (adaberturalmente) unidades en 5 mm, descendiendo, por tanto, con el crecimiento. El número de barras longitudinales es de 44 en 5 mm. Relación costillas transversales: barras longitudinales=1:3,1).

Descripción: Conulariidae con exoesqueleto recto. Ejemplar muy deformado del que se conservan dos de las caras. La longitud es de 93 milímetros y el ancho oscila, dependiendo de la cara, de 29,16 a 37,5 milímetros. La relación longitud/anchura oscila entre 2,4 y 3,1. La sección transversal no se puede observar debido al aplastamiento y bidimensionalidad del

espécimen. El ángulo apical es de unos 10°. Tiene un surco angular agudo que parece estar atravesado por la ornamentación. La línea media tiene una apariencia de una débil cresta y tiene un ancho de 0,53 milímetros. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está basada en estrechas costillas transversales rectas, que son coalescentes en la línea media. La densidad de estas costillas es de 8,4 a 10 unidades en cinco milímetros. Y la inclinación que tienen es de 12°. Son rectas. El ángulo intercostal que forman varía de 140° a 151° dependiendo de la cara en la que se mida, debido a la deformación. El tipo de conexión que tienen es curva angulosa, con una fuerte convexidad adabertural en la zona de la línea media. Apenas se pueden vislumbrar crestas intercostales adapicales y adaberturales que parecen tener una densidad de 28 unidades en cinco milímetros donde se ha podido medir. Destacan los surcos intercostales que son más anchos que las costillas transversales.

No se puede decir con seguridad si las terminaciones aberturales son triangulares ya que no se conservan enteras y están erosionadas en sus extremos, y no se observa tabique apical, ni ápice.

Discusión: Richter & Richter (1930) observaron una densidad de 14 a 18 costillas transversales en cinco milímetros, pero en el ejemplar del NHM aparecen en una densidad bastante menor, sólo ligeramente superior a ocho unidades en cinco milímetros en la región abertural y sin llegar a superar el número de 10 en la parte más inferior del exoesqueleto, donde se ha podido medir. Y en lo que respecta a la forma de las costillas parece ser recta en el espécimen objeto de estudio (coincidiendo con la descripción original del ejemplar estudiado por Richter & Richter, 1930) y no sinuoso como observó Hergarten (1994: tabla 1). No parece ser que la dirección de las costillas transversales haya sido afectada por las deformaciones tafonómicas sufridas por el ejemplar. Difiere, también, con la descripción de Richter & Richter (1930) en el ángulo intercostal, que en nuestro ejemplar es mayor, en unos 40-50° más. Este ángulo puede ser afectado por el aplastamiento sufrido, ya que el ejemplar se conserva, únicamente, bidimensionalmente.

Por otra parte, el ejemplar estudiado por Richter & Richter (1930) y Hergarten (1994: tabla 1), es descrito con la línea media en forma de una suave cresta. Sin embargo, en el ejemplar neotipo que figura en el NHM está más marcada por el cambio de la dirección de las costillas transversales que por la cresta. Seguramente se debe al estado de conservación del ejemplar estudiado.

En el caso del ejemplar objeto de estudio, la densidad de las crestas intercostales es menor, unas 12 unidades menos en cinco milímetros, contrastando con Hergarten (1994: p. 275) que cita una densidad del orden de 40 unidades en cinco milímetros. En la descripción de Richter & Richter (1930) se concreta que la densidad de las crestas intercostales es de 44 unidades en cinco milímetros.

Observación:

- Esta especie fue descrita basándose en un único ejemplar, el holotipo descrito por Richter & Richter (1930: p. 163). Este espécimen se creía único de esta especie según Hergarten

(1994). Pero, actualmente, se sabe que hay al menos tres especímenes más, en: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie (siglado BSPG 1962 VIII 20); *Senckenberg Natural History Museum* (Frankfurt, Alemania) de la *Hunsrückschiefer Collection*; y el NHM (siglado PG 4200). Sabiendo que el holotipo está perdido se asigna al último espécimen citado como neotipo.

***Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842**

(Lámina 8: figuras 3-4)

* 1842 *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, p. 352, pl. 31: figs. 5-5a.

1847 *Conularia tenuistriata* Sandberger, p. 15, pl. 1: fig. 3.

1871 *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842; Kayser, pp. 341, 368.

1985 *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842; Hergarten, 275-276, pl. 2: figs. 6-11.

Serie tipo:

Neotipo: *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842, del Eifeliense (Devónico Medio); y de la localidad de Gerolstein, en Eifel (Alemania). Localizado en el NHM, con la sigla PG 4512 (lámina 8: figs. 3-4).

Holotipo: *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842 probablemente del “Crinoidenschicht”, Eifeliense superior (Devónico Medio); en localidad desconocida de Eifel (Alemania). Teniendo en cuenta su nombre, es posible que apareciese en Gerolstein, en Eifel (Alemania). Actualmente este espécimen está en paradero desconocido. Se perdió después del traslado de la colección de fósiles, que contenía los conuláridos, de la École des Mines de París al Département des Sciences de la Terre, de la Université Claude Bernard en Lyon. Descrito y figurado por Archiac & Verneuil (1842: p. 352, pl. 31: fig. 3) e ilustrado también por Hergarten (1985: pl. 2: fig. 6).

Distribución estratigráfica: Aparece en Low Nohn-Schichten del Eifeliense inferior, Gees-Horizont de la Ahrdorf-Schichten, Eifeliense medio, y probablemente “Crinoidenschicht”, Eifeliense superior, del Devónico Medio. Bigsby (1868 *vide* Hergarten, 1985: p. 276) menciona que esta especie aparece en el Ludlow del Kendal, en Westmoreland pero, sin embargo, Slater (1907) no lo cita en el compendio de los conuláridos británicos.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia y Báltica. Aparece en las localidades de Kendal en Westmoreland (Inglaterra); y Gerolstein y Sötenicher en Eifel (O de Alemania).

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie. Proviene del Eifeliense (Devónico Medio); y la localidad de Gerolstein, en Eifel (Alemania). Está siglado como PG 4512. Este espécimen consta de molde positivo y negativo. El NHM compró este ejemplar a J. E. Lee en 1885.

Diagnosis: Línea media con suave cresta, atravesada por costillas transversales casi horizontales, muy finas y coalescentes en la misma. Con elevada densidad, 30 unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842 puede relacionarse con *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855), pero se diferencia por el menor ángulo apical y mayor densidad de las costillas transversales de esta última especie.

Otra especie que alberga el NHM, con la que se puede relacionar *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842, es *Conularia subparalela* Sandberger, 1847. La primera difiere fundamentalmente de *Conularia subparalela* Sandberger, 1847 por el menor ángulo apical, menor relación longitud/anchura y menor densidad de costillas transversales y tubérculos de esta última especie.

Por otra parte, Hergarten (1985) relaciona *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842 con otras especies que aparecen en el Devónico alemán como son: *Holoconularia eifliensis* (Steininger, 1853) y *Holoconularia geesensis* Hergarten, 1985. En el caso de *Holoconularia eifliensis* (Steininger, 1853) se diferencia primordialmente por su mayor relación longitud/anchura, mayor densidad de costillas transversales, y la forma de estas últimas que son llanas y sin tubérculos. Y en el segundo caso, *Holoconularia geesensis* Hergarten, 1985, difiere de nuestra especie en el menor tamaño, menor relación longitud/anchura, y existencia de crestas intercostales.

Diagnosis sensu Archiac & Verneuil (1842: p. 352): “*Shell in form of a quadrangular pyramid, with a compressed, rhomboidal base. Surface rather irregular, covered with transverse, capillary, very close-set, granular striae. These striae, whose convexity is toward the aperture, become more and more arched as they approach the summit, and they correspond to the bottom of the grooves which follow the angles of the pyramid*” (Concha en forma de pirámide cuadrangular, con una base romboidal comprimida. Superficie bastante irregular, cubierta con estrías granulares, muy próximas, capilares, transversales. Estas estrías, cuya convexidad es hacia la abertura, se hacen más y más arqueadas cuando se aproximan al ápice, y se corresponden en el fondo de los surcos, los cuales siguen las aristas de la pirámide).

Descripción: Conulariidae con exoesqueleto recto. El ejemplar PG 4512 incompleto y aplastado del que se conservan dos de las caras. La longitud es de 33,16 milímetros y el ancho de la cara es de 15,78 milímetros, pero debió de alcanzar al menos 36,84 milímetros de longitud y 17,10

milímetros de ancho. La relación longitud/anchura sería de 2,15. Espesor del exoesqueleto de medio milímetro aproximadamente. La sección transversal no se puede observar debido al aplastamiento del espécimen en cuestión. El ángulo apical es de 20° y el abertural de 30°. Arista con surco angular que es atravesado por la ornamentación. La línea media forma una suave cresta que tiene un ancho de 0,15 milímetros. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está basada, fundamentalmente, en costillas transversales que son coalescentes en la línea media y en el surco angular. El tipo de conexión de las costillas es en arco gótico. La densidad de las mismas oscila entre 30 y 32 unidades en cinco milímetros. Y la inclinación que tienen es de 16°. Ligeramente arqueadas. El ángulo intercostal que forman varía de 154° a 168°, dependiendo de la cara en la que se mida, debido a la deformación. Otro elemento de la ornamentación son los tubérculos, que en el espécimen objeto de estudio son apenas observables debido a la conservación del mismo. Éstos tienen una disposición central respecto a las costillas transversales, con una densidad de 27 unidades en cinco milímetros.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical. Pero sí conserva un ápice muy puntiagudo.

Discusión: La línea media es marcada apenas por una suave cresta en una parte del exoesqueleto, y en el resto se vislumbra, fundamentalmente, por el cambio de dirección de las costillas transversales.

Por otra parte, los ejemplares estudiados por Hergarten (1985) tienen un ángulo intercostal más agudo que el ejemplar del NHM. Mientras que los primeros oscilan entre 116° y 128°, nuestro ejemplar tiene un ángulo intercostal de 168°, no teniendo que haber sido afectado este ángulo por la deformación sufrida por el exoesqueleto en los procesos tafonómicos, por su estado de conservación.

Observación:

- Al estar el holotipo perdido se propone el espécimen que figura en el NHM como neotipo.
- Es una especie poco común de la que hasta ahora sólo había descritos siete ejemplares que están localizados en instituciones y colecciones de fósiles privadas alemanas (*Senckenberg Natural History Museum* de Frankfurt en Alemania, *Geologisch-Paläontologisches Institut* de la Universität Münster en Alemania, *Geologisch-Paläontologisches Institut* de la Universität zu Köln en Alemania, *Museum für Naturkunde* de la Humboldt-Universität en Berlín –Alemania– y *Köstner Private Collection* –Alemania–).

***Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915**

(Lámina 8: figuras 5-6)

- * 1915 *Conularia mediorhenana* Fuchs, p. 70, pl. 14: fig. 12.
- 1930 *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915; Richter & Richter, 160-161, fig. 5.
- 1964 *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915; Kutscher & Kümmerle, 55-56, pl. 3: fig. 2.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915 de la Dachschiefer en el Cauber Horizontes, Hunsrückschiefer, de edad Emsiense inferior (Devónico Inferior). Apareció en la mina Gottes Segen en el SE de Auelsinn, localidad de Weisel, en Kaub (Hunsrück, Alemania). Se localiza en el *Museum für Naturkunde* (Humboldt-Universität, Berlín, Alemania) con la sigla MB.Co.02. Descrito y figurado por Fuchs (1915: p. 70, pl. 14: figs. 12).

Distribución estratigráfica: Aparece en la Hunsrückschiefer, edad Emsiense inferior (Devónico Inferior).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en las localidades de Weisel y Bundenbach (Hunsruck, Alemania).

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie. Proviene del Devónico Inferior (seguramente Emsiense inferior) de Bundenbach (Hunsruck, Alemania). Siglado como G 29331. Comprado a B. Stürtz en 1922.

Diagnosis: Línea media apenas marcada. Surco angular profundo, atravesado por la ornamentación. Costillas con elevada densidad, 18 a 24 unidades en cinco milímetros.

Diagnosis sensu Fuchs (1915: p. 70): “*Schale umgekehrt pyramidal, hinten zugespitzt, im Querschnitt rhombisch, scharfkantig. Die vier Seitenflächen ohne äußerlich erkennbare Medianfurche, je eine Rinne liegt jedoch auf der Höhe der vier Kanten, die dadurch geritzt erscheinen. Die Skulptur besteht aus groben, gerundeten, quergestellten, ungleichmäßigen Runzeln und sehr feinen und zahlreichen, dichtgedrängten Querstreifchen, welche über die Runzeln hinwegsetzen*” (Concha piramidal invertida, afilada en su parte apical, con sección transversal rómbica, de aristas agudas. Las cuatro superficies de las caras sin surco medio reconocible externamente, pero, sin embargo, con un surco esculpido en la altura de las cuatro aristas. La escultura consiste en pliegues irregulares, redondeados y romos, y numerosas barras transversales, muy finas y muy próximas unas de otras, que atraviesan los pliegues).

Diagnosis sensu Richter & Richter (1930: pp. 160-161): *“Eine Conularia mit gleichseitig-viereckigem (offenbar quadratischen) Querschnitt. An den Kanten eine tiefe, breite Rinne. Keine Mittellinie ausgebildet. Skulptur aus groben, gerundeten Querrunzeln und feinen Querrippen. Die Querrunzeln sind nicht völlig gleichmäßig, halten aber (wenigstens vorn, wo allein beobachtbar) einen festen Abstand von 4 mm ein. Die Anzahl der Querrippen auf 5 mm beträgt 20-28, wobei die Dichte von hinten nach vorn zunimmt (20, 22, 25, 28). Längsleiten nicht erhalten; es ist fraglich, ob sie von vornherein fehlten”* (Una *Conularia* con sección transversal equilateral-cuadrangular (aparentemente cuadrada). Aristas con profundos y amplios surcos. Sin indicio de línea media. Escultura grosera, con pliegues transversales redondeados y finas costillas transversales. Estos pliegues transversales no están totalmente lisos y tienen un sólido distanciamiento de 4 mm (en la zona abertural, donde se pueden observar). El número de costillas transversales se incrementa hacia la parte apical, de 20 a 28 en 5 mm (20, 22, 25, 28). Sin barras longitudinales; es debatible si no existieron desde el principio).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Espécimen incompleto con dos de las caras. La pirámide que conforma el exoesqueleto es recta. Tiene una longitud de 69,56 milímetros y un ancho de 21,73 milímetros. En una reconstrucción el espécimen tuvo que haber medido, al menos, 81,17 milímetros de longitud y 23,52 milímetros de ancho, con una relación longitud/ancho de 3,45. No se puede observar la sección transversal. Ángulo apical de 14°. Aristas surcadas, con flancos suaves. Línea media apenas marcada por un pequeño cambio en la dirección de las costillas transversales. No se observan líneas secundarias y accesorias.

Entre los elementos de ornamentación tenemos las costillas transversales y los tubérculos que portan éstas. Las costillas transversales son coalescentes en la línea media y en el surco angular. Estas costillas son muy finas, tienen una densidad de 18 a 24 unidades en cinco milímetros según nos acerquemos a la abertura o a la parte apical respectivamente. La inclinación de las mismas es de 15°. Tienen una forma arqueada, con una conexión de tipo curva angulosa. El ángulo intercostal es de 154°.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Especie descrita con 20 a 28 costillas transversales en cinco milímetros, a diferencia del espécimen objeto de estudio que tiene una densidad sensiblemente menor, de 18 a 24 unidades en cinco milímetros. Esto puede ser debido a que sólo se ha podido medir parte del exoesqueleto, fundamentalmente la parte más adabertural, con lo que la densidad de las costillas siempre es menor en esta zona. Y, también tendríamos que tener en cuenta la variación intraespecífica que puede tener, ya que se definió sobre un único ejemplar.

También se describieron los pliegues transversales con un distanciamiento más o menos constante de 4 milímetros. Estos pliegues son las corrugaciones que se deben a los intervalos de crecimiento del organismo cuando vivía. En el ejemplar estudiado, se pueden llegar a ver en la concurrencia de las proximidades de la línea media y la parte central del exoesqueleto.

Parece tener terminaciones aberturales del tipo de cierre triangular, pero no se puede asegurar debido al estado de conservación. No se ha podido observar ni tabique apical, ni ápice.

Observaciones:

- Actualmente no se ha podido localizar en dónde está el holotipo, razón por la cual se ha designado el espécimen estudiado como neotipo de *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915.
- Por otra parte, Kiderlen (1937: p. 123) relaciona este taxón entre los que tienen tubérculos, pero no se han podido observar en el espécimen del NHM.

***Conularia planiseptata* Slater, 1907**

(Lámina 9: figuras 1-6; lámina 10: figuras 1-6; lámina 11: figuras 1-6; lámina 12: figuras 1-7)

v* 1907 *Conularia planiseptata* Slater, 35-36, pl. 5: figs. 1-2.

Serie tipo:

De la colección de Slater (1907) hay dos sintipos de la que elegimos un lectotipo (Slater, 1907: 35-36, pl. 5: figs. 1a-b), y el otro pasa, por tanto, a ser paralectotipo.

Lectotipo: *Conularia planiseptata* Slater, 1907 de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, del Katiense (Ordovícico Superior). Procedente de la localidad de Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia). Se localiza en el NHM, con la sigla G 46844 (lámina 9: figs. 1-2). Descrito y figurado por Slater (1907: 35-36, pl. 5: figs. 1a-b).

Paralectotipo: *Conularia planiseptata* Slater, 1907 de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, del Katiense (Ordovícico Superior). Procedentes de la localidad de Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia). Se supone que están en el NHM, pero no se sabe la sigla y no se ha podido asignar a uno de los especímenes ya que no hay constancia en la colección de este tipo y Slater (1907) lo figuró en detalle. Descrito y figurado en detalle por Slater (1907: 35-36, pl. 5: figs. 2a-b).

Distribución estratigráfica: Ordovícico Superior – Llandovery (Silúrico). Estratigráficamente se encuentra en los Phosphata nodules con *Calymene quadrasulcata* y en la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group) del Katiense; y Mulloch Hill Group y Saugh Hill Group del Llandovery.

Distribución geográfica (localidades): Aparece en los paleocontinentes de Avalonia y Laurencia. En Avalonia en Graig Wen Qy, cerca de Meifon, en Montgomeryshire (Gales). Y en Laurencia en Balclatchie, Mulloch Hill, Thraive Farm, Thraive Glen y Wooland Point en Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 145 ejemplares de esta especie. Proviene de los Phosphata nodules con *Calymene quadrasulcata* y de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group) del Ordovícico Superior; y Mulloch Hill Group y Saugh Hill Group del Llandovery. Y aparecen en Avalonia y Laurencia. En Avalonia en Graig Wen Qy, cerca de Meifon, en Montgomeryshire (Gales). Y en Laurencia en Balclatchie, Mulloch Hill, Thraive Farm, Thraive Glen y Wooland Point en Ayrshire (Escocia).

Cuatro de los especímenes están sin siglar y el resto con las siglas siguientes: 250038, G 46693-G 46715, G 46723-G 46739, G 46750-G 46756, G 46815, G 46816 (con esta sigla están registrados dos ejemplares), G 46817-G 46822 (con cada una de estas siglas hay dos ejemplares registrados), G 46823-G 46843, G 46844 (lectotipo), G 46845, G 46848-G 46850, G 46852-G 46878, PG 4214, PG 4250, PG 5091-PG 5111.

Mayoritariamente estos especímenes se incorporaron al NHM procedentes de la *Mrs. Robert Gray Collection*, en 1920, a excepción del siglado como 250038 que fue recogido y entregado por S. Morris y R. Jefferies en 1979.

Diagnosis: Media de ángulo apical de 20°. Surco angular de flancos romos. Línea media marcada por cambio de dirección de las costillas transversales. Costillas transversales coincidentes en línea media y surco angular, densidad de 15 a 19 unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Slater (1907) lo relacionó con *Metaconularia vesicularis* (Slater, 1907) con la que puede coincidir estratigráficamente y en localidad (Thraive Glen, Girvan, Ayrshire en Escocia). Pero, realmente esta especie se diferencia, fundamentalmente, por la forma de sus tubérculos cilíndricos y huecos, su menor ángulo apical que nunca llega al mínimo de *Conularia planiseptata* Slater, 1907, y su mayor ángulo intercostal, aproximadamente 150°.

Diagnosis sensu Slater (1907: 35-36): “*Shell small, tapering uniformly, or slightly more quickly near the apex. Cross-section rhombic or elliptical, with the longer diameter more than double the shorter. Faces equal, slightly convex; apical angle 17° -20°. Marginal groove of medium depth, base rounded; facial grooves absent. Apical septum flat. Ornamentation fine; ridges fairly close (average 18 in 5 mm.), forming an angle of 145° across the face; point of angulation nearer to the “central” than to the “lateral” marginal groove ; ridges continuous across the grooves, at the base of which they form an angle of almost 180°; studded with small, rounded, widely separated tubercles. Furrows crossed by narrow, well defined vertical bars*” (Concha pequeña, disminuyendo uniformemente o ligeramente más rápidamente cerca del ápice. Sección transversal rómbica o elíptica, con el diámetro más largo, más del doble que el más

corto. Caras iguales, ligeramente convexas. Septo apical plano. Ornamentación fina; crestas bastante próximas (en un promedio de 18 en 5 mm), formando un ángulo a través de la cara de 145°; el punto de angulación más cercano al surco “central” que al marginal “lateral”; crestas continuas a través de los surcos, en la base de los cuales forman un ángulo de casi 180°; reforzadas con tubérculos pequeños, redondeados, bastante separados. Surcos atravesados por barras estrechas, verticales, bien definidas).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueletos de forma piramidal recta. Tienen una longitud que oscila entre los 13 y 50 milímetros, y el ancho entre siete y 15 milímetros. La relación longitud/anchura es de 3,33. El exoesqueleto consta, de al menos, tres capas, con un espesor de 0,3 milímetros como se puede observar en algunos especímenes que guardan su cutícula original (G 46843-G 46844). Sección transversal romboidal achatada. Ángulo apical de que oscila entre 16°/17° (G 46737, G 46844, PG 5098) y 29° (PG 5096), dominando 23° (PG 5104-PG 5105). Surco angular atravesado por la ornamentación, con flancos romos. Caras más o menos convexas. Línea media marcada exclusivamente por el cambio de dirección de las costillas transversales. No se observan líneas secundarias y accesorias.

Los elementos de la ornamentación son las costillas transversales, los tubérculos que portan éstas y las crestas intercostales que las conectan. Las costillas transversales son coalescentes tanto en la línea media, como en el surco angular. Están en una densidad de 15 a 19 unidades en cinco milímetros. Se ha observado en algunos especímenes que la densidad es mayor en la región abertural y la apical, disminuyendo en la parte media del exoesqueleto (250038, G 46701, G 46844). La inclinación de las costillas transversales es de unos 17°. Estas costillas tienen una forma arqueada con un tipo de conexión en arco gótico. El ángulo intercostal medio es de 140°. Los tubérculos se disponen sobre las costillas transversales. Tienen una forma semiesférica o de paralelepípedo, esta última con disposición longitudinal o transversal. Ambas se pueden ver en un mismo espécimen (G 46750). Los tubérculos se disponen en una densidad de 20 a 25 unidades en cinco milímetros (G 46844, G 46696). Con crestas intercostales adaberturales y adapicales que recorren los surcos intercostales, con una densidad de 20 a 25 unidades en cinco milímetros (G 46844 con 20; 250038, G 46696 y G 46698 con 25). Estas crestas se observan mejor cuando faltan las dos capas más superficiales del exoesqueleto, las que forman parte de la cutícula. Surcos intercostales del mismo ancho o ligeramente superior, sin pasar del ancho de una costilla y mitad de otra.

Desafortunadamente a pesar de la cantidad de ejemplares no hay ningún ejemplar completo. Pero, sí que se ha podido observar las terminaciones aberturales triangulares casi completas (G 46726, G 46753). El tabique apical no se ha podido observar en ningún espécimen. Y el ápice se puede observar en algunos ejemplares (G 46698, G 46726, G 46750, G 46753) con una forma muy afilada.

Discusión: Según Slater (1907) el tabique apical aparece en algunos especímenes, como el ejemplar lectotipo (G 46844), con una forma plana característica y que le diferencia de otras especies. Pero, después de su estudio detenido se llega a la conclusión de que no es el tabique

apical lo que Slater (1907) observó, sino que es la sección del exoesqueleto, por fragmentación del mismo, con lo que se corta a la ornamentación bruscamente, sin una disminución gradual.

Aunque Slater (1907) describe sección transversal rómbica o elíptica, ésta última es fruto del aplastamiento y deformación del ejemplar, dominando claramente el primer tipo de sección transversal.

Observaciones:

- Slater (1907) observa en el lectotipo, una estructura a la que ella se refiere como una “*clase de sífúnculo*”, que bien podía ser la cicatriz de la terminación del septo. Pero, lo más seguro que sea, es parte del elemento axial del interior del exoesqueleto, perteneciente a la cavidad interna del mismo. Estructura que sólo se ha observado y descrito sobre unos pocos especímenes (Babcock & Feldmann, 1986a, b), de ahí que Slater (1907) no lo hubiese visto en otros ejemplares. Lo mismo que yo no lo he podido observar en otros ejemplares de la colección objeto de estudio.
- Después del estudio de este gran número de ejemplares se pueden discernir dos formas que difieren en el ángulo apical, formando exoesqueletos de más a menos afilados (G 46737 y PG 5105 de 16º a 23º respectivamente).
- Casi todos los ejemplares pertenecientes a esta especie, el 90 %, se conservan en molde positivo y en tres dimensiones.

***Conularia plicata* Slater, 1907**

(Lámina 13: figuras 1-6)

v* 1907 *Conularia plicata* Slater, 31-32, pl. 4: figs. 2-3.

Serie tipo:

De la colección de Slater (1907) hay dos sintipos de la que elegimos un lectotipo (Slater, 1907: 31-32, pl. 5: fig. 2), y el otro pasa, por tanto, a ser paralectotipo.

Lectotipo: *Conularia plicata* Slater, 1907 de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, del Katiense (Ordovícico Superior). Procedente de la localidad de Thraive Glen, Girvan, en Ayrshire (Escocia). Se localiza en el NHM, con la sigla G 46763 (lámina 13: figs. 1-4). Descrito y figurado por Slater (1907: 31-32, pl. 5: fig. 2).

Paralectotipo: *Conularia plicata* Slater, 1907 de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, del Katiense (Ordovícico Superior). Procedente de la localidad de Thraive Glen, Girvan, en Ayrshire (Escocia). Se localiza en el NHM, con la sigla G 46764 (lámina 13: figs. 5-6). Descrito y figurado por Slater (1907: 31-32, pl. 4: fig. 3).

Distribución estratigráfica: Aparece en el Ordovícico Superior. Estratigráficamente se encuentra en las Ardmillan series, en el Whitehouse Group y la Starfish Bed, Bala superior, Katiense.

Distribución geográfica (localidad): Aparece en el paleocontinente de Laurencia, Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 37 ejemplares de este taxón. Proceden de las Ardmillan series, en el Whitehouse Group y la Starfish Bed, Bala superior (Ordovícico Superior), de la localidad Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia), perteneciente al antiguo paleocontinente Laurencia.

Sus siglas son: G 46757-G 46762, G 46763-G 46764 (tipos), G 46765-G 46791, y G 46846- G 46847. Todos provienen de la *Mrs. Robert Gray Collection*, y se incorporaron al NHM de Londres en 1920.

Diagnosis: Sección transversal cuadrada. Ángulo apical entre 15° y 22°. Surco angular con flancos romos. Línea media marcada por cambio de dirección de costillas transversales. Éstas muy finas, coincidentes en línea media y surco angular, y densidad de siete a 12 unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Una especie con la que se le puede relacionar en esta colección es con *Conularia crassa* Slater, 1907 del Wenclok de Dudley, en Worcestershire (Inglaterra), de la que difiere por sus costillas transversales más finas, mayor ángulo intercostal –unos 15°–, mayor densidad de los tubérculos, además de estar más distanciados, al contrario que *Conularia crassa* Slater, 1907 que casi están en contacto uno con otro, y por la sección transversal cuadrada casi perfecta.

Diagnosis sensu Slater (1907: 31-32): “*Shell of medium size, tapering uniformly; cross-section square. Faces equal, flat; apical angle 16°-17°. Marginal grooves of medium depth and width; facial grooves absent. Aperture partially closed by short blunt triangular lobes, at right angles to the main axis. Apex sharply pointed; apical septa unknown. Ornamentation fine; ridges far apart (9-12 in 5 mm.), forming broad, simple curves across the face, continuous across the marginal groove, studded with small, round, well-spaced tubercles. Furrows marked by secondary transverse ridges and faint longitudinal striations -the latter especially marked close to the marginal grooves*” (Concha de tamaño medio, disminuyendo uniformemente; sección transversal cuadrada. Caras iguales, planas; ángulo apical 16°-17°. Surcos marginales de profundidad y ancho medio; surcos faciales ausentes. Abertura parcialmente cerrada por lóbulos triangulares, cortos y romos, en ángulos rectos al eje principal. Ápice afilado muy agudo; septos apicales desconocido. Ornamentación fina; crestas bastante separadas (9-12 en

5 mm), formando amplias curvas simples a través de la cara, que cruzan continuas el surco marginal, ornamentadas con pequeños tubérculos redondeados, bien espaciados. Surcos marcados por crestas transversales secundarias y débiles estriaciones longitudinales –las últimas especialmente marcadas próximas a los surcos marginales).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Los exoesqueletos pueden tener una pequeña torsión apical de 5°, como se puede observar en el lectotipo (G 46763). Su longitud se sitúa entre los 18 y 35 milímetros, y el ancho entre siete y diez milímetros. La relación longitud/anchura oscila entre 1,54 y 2,27. Sección transversal cuadrada que se conserva perfectamente en los tipos. Ángulo apical entre 15° y 22°. Amplio surco angular ornamentado, con flancos romos. Caras ligeramente convexas en la región abertural y cóncavas en la apical. Línea media apenas marcada, hay zonas de la cara donde no se puede vislumbrar, sobre todo aberturalmente, donde las costillas ni siquiera cambian de dirección al pasar por esa zona, sin curvarse. No se observan líneas secundarias y accesorias.

La ornamentación está formada por finas costillas transversales, tubérculos, y crestas intercostales y estrías que recorren los interespacios. Las costillas transversales son coalescentes tanto en la línea media, como en el surco angular. Su densidad oscila entre siete y 12 unidades en cinco milímetros. La inclinación de las costillas transversales es de unos 11°-13°, siendo mayor apicalmente, al aumentar la curvatura de las mismas. Son muy finas, del orden de dos a tres veces más finas que los espacios intercostales. Están suavemente curvadas, con una conexión del tipo arco gótico. El ángulo intercostal fluctúa de 130° a 153°, de la región apical a la abertural respectivamente. Los tubérculos se disponen sobre las costillas transversales. Tienen una forma de paralelepípedo, o incluso semiesférica dependiendo si está la capa más externa del exoesqueleto, con una densidad de 20 a 25 en cinco milímetros. Con crestas intercostales recorriendo los surcos intercostales, con una densidad de 20 a 25 unidades en cinco milímetros en un mismo espécimen (G 46763), a veces se pueden ver estrías en lugar de las crestas. Esto ocurre cuando faltan las capas más superficiales del exoesqueleto. Los surcos intercostales son muy anchos, al menos el doble de anchos que las costillas transversales y son atravesados por las crestas o estrías.

Se ha podido estudiar parte de la abertura, con terminaciones aberturales triangulares muy puntiagudas (G 46764) y ápice afilado.

Discusión: Aunque Slater (1907) describe los especímenes de esta especie con ángulo apical entre 16° y 17°, se ha podido observar uno de sus tipos que tiene un ángulo apical de 22° (G 46763), también se puede ver que este mismo espécimen tiene una pequeña torsión del exoesqueleto, que no parece deberse a la deformación del mismo.

Hay algunos ejemplares que tienen una mayor densidad de las costillas transversales en la región apical y abertural, que en la mitad del exoesqueleto (G 46764). El aumento de la misma es normal en la región apical, pero no en la abertural, pudiendo explicarse por estar próxima al margen abertural, donde el crecimiento del exoesqueleto cesa y puede que se incremente la densidad de las costillas.

Observaciones:

- Estos ejemplares se conservan, fundamentalmente, en molde positivo y en tres dimensiones.

Género ***Ctenoconularia*** Sinclair, 1952

* 1952 *Ctenoconularia* Sinclair, 141-142.

1956b *Ctenoconularia* Sinclair; Moore & Harrington [cop. Sinclair 1952], p. F65.

Especie tipo: *Conularia obex* Sinclair, 1952 (Sinclair, 1952: p. 141).

Distribución estratigráfica: Desde el Ordovícico Medio al Wenlock (Silúrico). Aparece en la Platteville Formation, Sprechs Ferry Member del Blackriveriense (Ordovícico Medio); en formación desconocida del Katiense (Ordovícico Superior); en la Starfish Bed de las Ardmillan series, en el Upper Drummuck Group del Katiense (Ordovícico Superior); y en las Upper Visby Beds y Högklint Beds (Unit *a* y Unit *b*), del Telychiense (Llandovery) y Sheinwoodiense (Wenlock) respectivamente.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes: Avalonia, Báltica y Laurencia. En Avalonia surge en Ledbury Dome, Herefordshire (Inglaterra) y en Dudley, Worcestershire (Inglaterra). En Báltica aparece en Visby (Gotland). Y en Laurencia en Ardmillan y Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia) y en Minneapolis (Minnesota).

Ejemplares estudiados:

Hay 22 ejemplares de este género, del Katiense (Ordovícico Superior); y probablemente en el Homeriense, Wenlock (Silúrico). En las localidades de Ardmillan y Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia); en Ledbury Dome, Herefordshire (Inglaterra); y en Dudley, Worcestershire (Inglaterra).

Tienen las siglas: G 10041, G 11796, G 19129, G 19143, G 46656-G 46658, G 46662-G 46671, G 46836-G 46838, G 46840, PG 4313.

Diagnosis: Surco angular ornamentando con costillas transversales. Línea media marcada por cambio de dirección de finas costillas transversales. Tipo de conexión arco gótico o arco gótico flexionado. Con tubérculos, y/o crestas intercostales. Y con cresta septal.

Diagnosis sensu Sinclair (1952: 141-142): "*Ctenoconulariinae with strikingly slender shells. The corner of the shell appears on the surface as a wide shallow groove, on the interior as a strongly carinate ridge. The midline of the face is marked by an interruption of the transverse ridges, but the internal structure is not known except in one species. The transverse ridges that*

“ornament” the faces are biconvex in section, that is, they extend past the surface both externally and internally, so that the steinkern appears grooved when the test is removed. The ridges stop at the shoulder of the corner grooves. They are pustulose, and the pustules usually continue into the next orad interspace as projections of greater or lesser length. This results at times in an appearance very similar to that of Conularia s.str., but in that genus the longitudinal bars that occur in the interspaces are always continuos with, or opposite, pustules on the next ridge orad, and that have a very different origin. Neither the apex nor the aperture has been seen in any specimen. No apical schott has been seen” (Ctenoconulariinae con conchas extremadamente finas. En la arista de la concha aparece en la superficie como un amplio surco poco profundo, en el interior como una cresta fuertemente carenada. La línea media de la cara está marcada por una interrupción de las crestas transversales, pero la estructura interna no es conocida, excepto en una especie. Las crestas transversales que “ornamentan” las caras son biconvexas en sección, es decir, se extienden pasada la superficie tanto externa como internamente, así cuando el exoesqueleto desaparece su molde parece surcado. Las crestas se interrumpen en el hombro de los surcos angulares. Son pustulosas, y las pústulas normalmente continúan en el siguiente interespacio oral como proyecciones de mayor o menor longitud. Esto resulta, a veces, en una apariencia muy similar a aquélla de *Conularia* s.str., pero en ese género las barras longitudinales que aparecen en los interespacios son siempre continuas u opuestas con pústulas en la siguiente cresta oral, con lo que tiene un origen muy diferente. Ni el ápice ni la abertura han sido vistos en ningún espécimen. Ningún tabique apical ha sido visto).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y forma piramidal recta. Individuos grandes de unos 100 milímetros de longitud y entre 20 y 30 milímetros de ancho, aunque se ha descrito una especie de unos 27 milímetros de longitud y cinco milímetros de ancho (Sinclair, 1952: p. 142). La relación longitud/anchura oscila entre cinco y 6,53. Sección transversal rectangular o cuadrada. Ángulo apical entre 6° (Sinclair, 1952) y 13°. Surco angular ornamentado, con flancos romos. Caras planas.

Línea media marcada por las costillas transversales. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

Los elementos ornamentales son las costillas transversales, tubérculos y crestas intercostales. Las costillas transversales son muy finas. Pueden alternar o ser coalescentes en la línea media y en el surco angular. Están en una densidad entre ocho y 16 unidades en cinco milímetros en los especímenes que figuran en la colección que se está estudiando, pero hay descritos en la literatura desde cinco a 30 unidades en cinco milímetros. Su inclinación oscila entre 10° y 16,5°. Tienen una forma arqueada y el tipo de conexión es de arco gótico o arco gótico flexionado. Ángulo intercostal de 135° a 148°. En el caso de existir tubérculos, éstos se sitúan sobre las costillas transversales, y tienen una densidad de 80 unidades en cinco milímetros. Con crestas intercostales adaberturales que se prolongan dentro de los espacios intercostales en mayor o menor dimensión. Tienen una densidad de 45 a 80 unidades en cinco milímetros. Los surcos intercostales tienen un ancho de más del doble de las costillas transversales, y no llegan a estar atravesados completamente por las crestas intercostales.

No se han observado septos, carinas, terminaciones aberturales, tabique apical, o ápice. Pero sí se ha descrito en la literatura septo, del tipo cresta septal, y carina, recorriendo el interior del exoesqueleto a la altura de la línea media y de la arista.

Discusión: Después del estudio de las especies que se han estudiado en el Museo Británico, y del resto de especies que pertenecen a este género se han distinguido dos formas, una en la que las costillas transversales predominantemente alternan en la línea media y el surco angular (*Ctenoconularia monile* (Lindström, 1884) y *Ctenoconularia obex* Sinclair, 1952), y la que preponderantemente son coalescentes (el caso de las especies estudiadas). Y aunque Sinclair (1952) hace referencia a la “interrupción” de las costillas transversales, no todas las costillas se interrumpen en la misma, sino que son coalescentes como corroboró Jerre (1993).

Una de las características diagnóstico de este taxón es la cresta septal que recorre el interior del exoesqueleto, correspondiéndose externamente con la línea media. Pero, desafortunadamente no se ha podido estudiar esta estructura en ninguno de los especímenes que hay de este taxón en el NHM.

Observación:

- Se suelen conservar en moldes positivos en tres dimensiones.

Especies que incluye la colección del NHM:

<i>Ctenoconularia cunctata</i> (Reed, 1933)	(*)
<i>Ctenoconularia hispida</i> (Slater, 1907)	(*)

(*) especies que se han estudiado.

***Ctenoconularia cunctata* (Reed, 1933)**

(Lámina 14: figuras 1-3)

* 1933 *Conularia cunctata* Reed, p. 357, pl. 19: figs. 3, 3a-b.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia cunctata* Reed, 1933 de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, Katiense (Ordovícico Superior). Procedente de la localidad de Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia). Probablemente se localice en el *Hunterian Museum & Art Gallery* (University of Glasgow, Reino Unido). Figurado por Reed (1933: pl. 19: figs. 3, 3a-b.). Actualmente

el conservador, el Dr. Neil Clark, no ha podido responder y en su página Web no figura (<http://www.huntsearch.gla.ac.uk/>).

Distribución estratigráfica: De la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, Katiense (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Laurencia: Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay un único ejemplar de este taxón, de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, en el Katiense (Ordovícico Superior). Procedente de la localidad de Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Tiene la sigla PG 4313. Proviene de la *Mrs. Robert Gray Collection*, incorporándose en 1937 a la del NHM.

Diagnosis: Costillas transversales muy finas portando tubérculos. Aristas surcadas y atravesadas por costillas transversales. Línea media se marca por cambio de dirección de dichas costillas. Crestas intercostales adaberturales, que no atraviesan costillas transversales.

Diagnosis diferencial: La única especie con la que se le podía relacionar es con *Ctenoconularia hispida* (Slater, 1907) de la que difiere en la sección transversal rectangular, menor relación longitud/anchura (cinco en vez de 6,53), mayor ángulo intercostal, con unos 13° más, con dos tipos de conexión: arco gótico adapicalmente que se convierte en arco gótico flexionado aberturalmente, existencia de tubérculos en las costillas transversales y mayor densidad de las crestas intercostales adaberturales, del orden de 30 unidades como mínimo.

Diagnosis sensu Reed (1933: p. 357): "*Shell large, elongated-pyramidal, tapering slowly at about 10°-15° to apex, rectangular, with the opposite faces only of equal width, the dorsal and ventral faces being wider than the lateral; angles of shell folded in, with rounded edges; faces flat, without any definite segmental line, but ornamented by narrow subangular rather widely separated transverse ridges, 23-5 in 10 mm., which are obtusely angulated in the median line of the lateral faces, but more widely angulated on the dorsal and ventral faces and become merely widely arched towards the apical and apertural ends of the shell; the transverse ridges are crossed by short rather thick closely placed longitudinal lines; the interspaces are three to four times as wide as the ridges and are crossed by finer longitudinal lines, which in places become almost obsolete so that the interspaces appear smooth*" (Concha grande, piramidal-alargada, disminuyendo lentamente en unos 10°-15° hacia el ápice, rectangular, con sólo las caras opuestas de igual ancho, siendo las caras dorsal y ventral más anchas que las laterales; aristas de la concha plegadas hacia dentro, con bordes redondeados; caras planas, sin ninguna línea segmental definida, pero ornamentadas por estrechas crestas transversales subangulares ampliamente separadas, 23-5 en 10 mm, las cuales forman un ángulo obtuso en la línea media de las caras laterales, pero bastante más anguloso en las caras dorsal y ventral y se convierte ampliamente arqueado hacia las terminaciones apical y abertural de la concha; las crestas transversales son atravesadas por líneas

longitudinales cortas con una elevada densidad; los interespacios son de tres a cuatro veces tan anchos como las crestas y están atravesados por líneas longitudinales más finas, que se pueden convertir casi obsoletas en algunos sitios, pareciendo los interespacios lisos).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera o birradial. La longitud del exoesqueleto va de 64,68 a 70,21 milímetros dependiendo si se mide en el molde positivo o el negativo, y el ancho es de 17,02 milímetros. En la reconstrucción del exoesqueleto la longitud es de 100 milímetros y el ancho de 20 milímetros. Teniendo una relación longitud/anchura de cinco. La sección transversal según Reed (1933) es rectangular, pero no lo podemos corroborar con el espécimen estudiado ya que sólo se conserva una de las caras. El ángulo apical es de 13° . Surco angular estrecho, con flancos redondeados. Las caras son planas. La línea media de las caras está marcada principalmente por el cambio de dirección de las costillas transversales. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada fundamentalmente por costillas transversales, tubérculos y crestas intercostales adaberturales. Las costillas son, fundamentalmente, coalescentes en la línea media, aunque se ha encontrado en la región apical alternancia en un par de ellas, probablemente debido a la conservación del espécimen, y parecen ser coalescentes, también, en el surco angular. La densidad de estas costillas fluctúa entre 11 y menos de 14 unidades en cinco milímetros, sin que se observe diferencia entre la región apical de la abertural. La inclinación de las mismas es de $16,5^\circ$. Tienen una forma arqueada, con un tipo de conexión arco gótico que aberturalmente se convierte en arco gótico flexionado. El ángulo intercostal que forman es de 148° . Tubérculos diminutos y muy distantes uno de otro, con una densidad de 80 unidades en cinco milímetros. También encontramos crestas intercostales adaberturales que dan una forma a las costillas transversales de cuchillo con pequeños dientes de sierra. Están en una densidad de 80 unidades en cinco milímetros. Los surcos intercostales tienen un ancho cuatro veces superior al de las costillas transversales.

No se pueden observar terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: El surco angular no se puede apenas reconocer, tan sólo en la parte inferior del exoesqueleto, en el molde positivo, y parece ser estrecho y con flancos redondeados, en donde las costillas transversales se consideran que son coalescentes.

Cuando Reed (1933) describe que las costillas transversales son cruzadas por líneas longitudinales cortas que pueden llegar a atravesar los interespacios, se refiere a las crestas intercostales adaberturales que salen de las costillas transversales, dando apariencia de líneas que los atraviesan, pero que en el espécimen estudiado no sobrepasan casi el ancho de las costillas transversales, sin extenderse apenas en los interespacios, pareciendo éstos lisos.

Por otra parte, no podemos comparar ni el ángulo intercostal en las diferentes caras, ni la sección transversal, debido a que nuestro espécimen sólo consta de una cara.

Observación:

- Este ejemplar estaba determinado como *Conularia cunctata* Reed, pero no hay lugar a duda que pertenece al género *Ctenoconularia* Sinclair, 1952. Consta de los caracteres diagnósticos del género como existencia de surco angular, línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales, éstas con un tipo de conexión arco gótico o arco gótico flexionado, y la existencia de crestas intercostales.

***Ctenoconularia hispida* (Slater, 1907)**

(Lámina 15: figuras 1-10)

v* 1907 *Conularia hispida* Slater, p. 28, pl. 3: figs. 9-11.

1939 *Conularia* (*Conularia*) *hispida* Slater, 1907; Bouček, pp. A118, A121.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia hispida* Slater, 1907 de las Wenlock Beds (Silúrico), en las proximidades de Dudley, en Worcestershire (Inglaterra). Ejemplar que se localiza en el NHM siglado como G 10041 (lámina 15: figs. 1-3). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 28, pl. 3: figs. 9a-b).

2 paratipos: de *Conularia hispida* Slater, 1907 del Wenlock Limestone (Silúrico) y Starfish Bed (Armillan series, Upper Drummuck Group), Katiense (Ordovícico Superior). Las localidades en donde aparecen son Ledbury Dome en Herefordshire (Inglaterra), y en Thraive Glen en Girvan, Ayrshire (Escocia). Ejemplares que se localizan en el NHM y están siglados como G 11796 y G 46840 (lámina 15: figs. 6-9). Descritos y figurados su sección transversal y ornamentación por Slater (1907: p. 28, pl. 3: figs. 10-11).

Distribución estratigráfica: Aparece en la Starfish Bed (Armillan series, Upper Drummuck Group) y en las Lower Armillan series (Balclatchie Group), de edades Katiense y Sandbiense (Ordovícico Superior); y en la Wenlock Limestone (Silúrico).

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia y Laurencia, en las localidades de Ledbury Dome, Herefordshire (Inglaterra); Dudley, en Worcestershire (Inglaterra); Armillan y Thraive Glen, ambos en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 20 ejemplares de esta especie. Proviene de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group) y de las Lower Ardmillan series (Balclatchie Group), del Katiense y Sandbiense (Ordovícico Superior); y del Wenlock Limestone (Silúrico).

Procedentes de las localidades de Ledbury Dome, en Herefordshire (Inglaterra); Dudley, en Worcestershire (Inglaterra); y Ardmillan y Thraive Glen, ambas en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Están siglados como G 10041 (holotipo), G 11796 (paratipo), G 19129 (ejemplar muy llamativo ya que conserva parte de su cutícula original), G 46656-G 46658, G 46662-G 46671, G 46836-G 46838 y G 46840 (paratipo) con molde positivo y negativo).

Diagnosis: Sección transversal cuadrada. Surco angular agudo, bien definido. Línea media marcada por cambio de dirección de costillas transversales. Corrugaciones que no alcanzan los flancos de surcos angulares. Costillas transversales coalescentes en línea media y surco angular.

Diagnosis diferencial: La especie con la que se le puede relacionar es *Ctenoconularia cunctata* (Reed, 1933) de la que difiere en la sección transversal cuadrada, mayor relación longitud/anchura (6,53 en vez de cinco), menor ángulo intercostal, unos 13° menos, con un tipo de conexión, arco gótico, a lo largo de todo el exoesqueleto, la falta de tubérculos en las costillas transversales y menor densidad de las crestas intercostales adaberturales, del orden de 30 unidades.

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. La forma de la pirámide que conforma su exoesqueleto es recta. Los especímenes estudiados están incompletos y miden entre 38 y 65 milímetros de longitud, y entre 14 y 32 milímetros de ancho, pero tuvieron que alcanzar los 100 milímetros de largo (G 10041). Tienen una relación longitud/anchura de 6,53. La sección transversal es cuadrada con los lados en línea recta. Ángulo apical entre 8° y 10°. Surco angular amplio y atravesado por las costillas transversales, con flancos romos. Tiene un ancho de un cuarto de milímetro. Caras planas. Línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

El exoesqueleto está corrugado en toda su longitud, con una disposición regular. Estas corrugaciones van disminuyendo desde la línea media hasta los flancos de los surcos angulares, donde desaparecen.

La ornamentación está formada por costillas transversales y crestas intercostales adaberturales. Costillas transversales que son, fundamentalmente, coalescentes en la línea media y en el surco angular. Están arqueadas, con un tipo de conexión del tipo arco gótico. Tienen una densidad entre ocho y 16 unidades en cinco milímetros. En el espécimen holotipo la densidad de estas costillas es mayor en la región abertural, que en la apical (16 en la abertural y 13 en la apical), al revés que en el resto de los ejemplares. La inclinación de las costillas oscila de 10° a 20°. Las costillas tienen una forma arqueada, con tipo de conexión de arco gótico. Ángulo intercostal entre 128° (G 46837) a unos 135° (G 10041). De estas costillas parten crestas intercostales adaberturales que se prolongan en los surcos intercostales, atravesándolos en la mayoría de las ocasiones. Tienen una

densidad entre 45 y 50 unidades en cinco milímetros. Surcos intercostales casi el triple de anchos que las costillas transversales.

No se han podido estudiar ni las terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice, ni se han descrito en la literatura.

Discusión: Lo normal es encontrar las costillas transversales con una densidad de unas 12 a 14 unidades en la región apical y de ocho a diez unidades en la abertural (G 46837, G19129), sin embargo en el espécimen holotipo (G 10041) hay 16 y 13 unidades en la abertural y apical respectivamente. Esto, probablemente se debe al mal estado de conservación de la región apical, que es la zona más deformada.

Observación:

- Se suelen conservar en moldes positivos y en tres dimensiones, lo que facilita la observación de su sección transversal, convirtiendo esta característica en diagnóstico de esta especie.

Género *Eoconularia* Sinclair, 1944

* 1944 *Eoconularia* Sinclair, p. 90, pl.: figs. 6-10.

1956b *Eoconularia* Sinclair, 1944; Moore & Harrington, p. F65.

Especie tipo: *Conularia loculata* Wiman, 1895 (Wiman, 1895: p. 113).

Distribución estratigráfica: Desde el Tremadociense (Ordovícico Inferior), hasta el Ludlow (Silúrico). Aparece en *Cystidé-kalken*, Stinchar limestone (Barr Series), Trenton Group y facies Llandeilo (Ordovícico Medio); en Lower Ardmillan series (Balclatchie Group) y Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group) (Ordovícico Superior); *Cyrtograptus lundgreni* Zone (Slite Beds, Unit "g"), Slite Marl (Slite Beds) y Höglint Beds (Unit "b"), Sheinwoodiense (Wenlock); en *Ancoradella ploeckensis* Zone (Hemse Beds, Units "a", "c" y "d"), pisos Eltoniense, Bringewoodiense y Leintwardiniense, época Ludlow.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Báltica, Gondwana, y Laurentia. En Avalonia, aparece en las localidades de: Acton Scott, en Shropshire (Inglaterra); Nanty Caios, en Carmarthen (Gales); Desertcreat, en Tyrone (Irlanda del Norte); Palais Montcalm y Tetreauville, ambos en Québec (Canadá). En Báltica, aparece en: Ar, Allekvia, Broträskkroken,

Filehajdar, Gansviken, Hemmorvät, Kvie, Lassar, Lillrone, Linde, Saxriv, Sigvalde, Uglause y Västringe, en Gotland (Suecia); y Ålleberg, en Verstergötland (Suecia). En Gondwana en: Saint-Chinian, en el Macizo Armoricano (Francia), y en la Montagne Noire (Francia). En Laurencia en: Balclatchie, Craighead y Thraive Glen, todos en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 46 ejemplares de este taxón, todos de la especie *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893), del Ordovícico Medio y Superior. En el Ordovícico Medio aparece en Stinchar limestone (Barr Series) y las facies Llandeilo, del Darriiwilliense; y en el Ordovícico Superior, en Lower Ardmillan series (Balclatchie Group), del Sandbiense.

Procedente de las localidades de Balclatchie, Craighead y Thraive Glen, todos en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Tienen las siguientes siglas: G 46605-G 46609, G 46618-G 46628, G 46629 (con ésta están registrados dos ejemplares), G 46630-G 46655, G 46845, PG 4217 y PG 5112.

Diagnosis: Exoesqueletos lisos o con suaves y amplias costillas transversales que tienen aspecto de corrugaciones, a diferencia del resto de los conuláridos. Surco angular liso, con flancos redondeados. Costillas transversales desaparecen en flancos del surco angular y en elevaciones que acompañan a la línea media. Conexión tipo curva flexionada. Septo bifurcado distalmente.

Diagnosis sensu Sinclair (1944: p. 90): “*Small smooth conularids, each face bearing a slender, bifid, longitudinal septum, which arises from the inner shell layer and does not disturb the contour of the exterior. Marginal grooves with an obscure strengthening*” (Conuláridos pequeños, lisos, cada cara tiene un delgado septo longitudinal, bífido, el cual se eleva desde la capa más interna de la concha y no afecta al contorno exterior. Surcos marginales con un reforzamiento oscuro).

Diagnosis sensu Moore & Harrington (1956b: p. F65): “*Rather small, corner furrows with slightly thickened periderm; mid-line of faces not strongly marked but internally a thin distally bifurcate septum reaches far into interior; surface smooth except for cross wrinkles*” (Bastante pequeño, surcos angulares con peridermo ligeramente engrosado; la línea media no está fuertemente marcada, pero con un delgado septo bifurcado distalmente, que se extiende hacia el interior; superficie lisa a excepción de arrugas transversales).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Exoesqueletos rectos, a excepción de una de las especies que incluye este género, *Eoconularia amoena* Sinclair, 1944, que según las ilustraciones de Sinclair (1944) tiene una ligera torsión de unos pocos grados. El ancho oscila entre los 60 milímetros en los ejemplares más grandes (*Eoconularia linnarssoni* [Holm, 1893]), hasta los siete milímetros en los más pequeños (*Eoconularia loculata* [Wiman, 1895]). Teniendo una relación longitud/anchura de 1,54 a 3,4. La sección transversal suele ser, principalmente, cuadrada, y en menor proporción rómbica. El ángulo apical puede variar de unos pocos grados en la región apical de *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895), hasta los 50° de *Eoconularia azaisi* (Thoral, 1935), especie que no figura en la colección estudiada. Surco angular que recorre la arista, cuyos flancos son lisos y normalmente romos. Línea media normalmente surcada, aunque puede estar marcada

externamente por dos crestas que bordean la línea media, teniendo un aspecto similar al del surco angular. Esta forma externa se debe al septo bifurcado distalmente, que discurre paralelo a la línea media en el interior del exoesqueleto. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

En el caso de no tener el exoesqueleto liso, tiene amplias costillas transversales, a modo de corrugaciones, apenas marcadas, con una densidad de 20 a 80 unidades en cinco milímetros. Y la inclinación de las mismas oscila entre 9° y 15°. Tienen una forma recta o ligeramente arqueada con un tipo de conexión curva flexionada. El ángulo intercostal está entre 152° y 170°. Sólo se ha citado una especie con costillas longitudinales: *Eoconularia azaisi* (Thoral, 1935).

Internamente al exoesqueleto ya se ha citado que tiene septos bifurcados distalmente a la altura de las líneas medias.

No he encontrado nada en la literatura respecto a ningún ejemplar en el que se cite la abertura o el ápice. En la colección del NHM hay un espécimen de *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893) que parece tener parte de una terminación, probablemente fuese triangular (G 46639), aunque no se puede asegurar. Y hay dos más en los que está el ápice (G 46638-G 46639), no parece ser muy puntiagudo.

Discusión: Dentro de este género se han descrito especies con líneas medias cresta, como *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895) o *Eoconularia azaisi* (Thoral, 1935). En el caso de las crestas se debe a la delgadez del exoesqueleto, en el que se marca el septo bifurcado externamente. Lo normal es encontrarse la línea media surcada.

Jerre (1994: p. 23) incluyó varias de las especies del género *Eoconularia* Sinclair, 1944 bajo el taxón *Conularina* Sinclair, 1942, entre las que se encuentra la especie *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893), por tener una sección transversal en la región apical con una forma circular, que pasa a ser adaberturalmente cuadrada. Si nos fijamos en los especímenes estudiados en el Museo Británico, encontramos que el ejemplar que tiene la superficie del exoesqueleto más lisa (G 46639), probablemente el individuo más juvenil de todos los que se localizan en dicho Museo, tiene caras convexas que pueden dar una forma de sección transversal semicircular, pero en el resto de los especímenes las caras son planas, las corrugaciones están más marcadas y tienen una sección transversal cuadrada, y ninguno de ellos tiene elemento de ornamentación longitudinal, además de no tener la línea media en cresta, rodeada a ambos lados de un somero surco longitudinal como en las especies agrupadas bajo *Conularina* Sinclair, 1942.

Observación:

- Jerre (1994: p. 23) considera que *Eoconularia* Sinclair, 1944 representa una línea evolutiva, claramente definida, con las especies que aparecen en Gotland, observando un cambio morfológico de *Eoconularia* aff. *broodi* in Jerre, 1994, *Eoconularia broodi* in Jerre, 1994 a *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895), por el mayor desarrollo de los septos, el progresivo engrosamiento del exoesqueleto y la sucesiva reducción en sus dimensiones.

Especie que incluye la colección y que se ha estudiado:

Enoconularia linnarssoni (Holm, 1893)

***Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893)**

(Lámina 16: figuras 1-6; lámina 17: figuras 1-4)

1843 *Conularia quadrisulcata* var. *silurian* Portlock, p. 393, pl. 29A: fig. 3.

* 1893 *Conularia linnarssoni* Holm, p. 130, pl. 4: figs. 38-40.

v 1907 *Conularia linnarssoni* Holm, 1893; Slater, 16-17, pl. 1: figs. 1-2.

1946 *Eoconularia? forensis* Sinclair, 387-388, pl. 1: figs. 1-3.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia linnarssoni* Holm, 1893 de las Cystidé-kalken, Chasmopskalk del Ordovícico Medio; de la localidad de Ålleberg, Verstergötland (Suecia). Se localiza en el *The Geological Survey of Sweden* (SGU) acorde a la información suministrada por la Dra. Vivianne Berg-Madsen, conservadora del *Museum of Evolution* (Uppsala Universitet, Suecia). Sigla del espécimen desconocida ya que no se ha podido contactar la conservadora de *The Geological Survey of Sweden*, Dra. Linda Wickström. Descrito y figurado por Holm (1893: p. 130, pl. 4: figs. 38-40).

Holotipo: *Eoconularia? forensis* Sinclair, 1946 de la Québec City Formation, del Ordovícico Superior; cerca del Palais Montclair, ciudad de Québec (Canadá). Se localiza en la Université Laval (Québec) registrado con el número 1752. Descrito y figurado por Sinclair (1946: p. 387, pl.1: fig. 1).

Paratipo: *Eoconularia? forensis* Sinclair, 1946 de la Québec City Formation, del Ordovícico Superior; cerca del Palais Montclair, ciudad de Québec (Canadá). Se localiza en la Université Laval (Québec) registrado con el número 1753. Descrito y figurado por Sinclair (1946: p. 387, pl.1: fig. 2-3).

Distribución estratigráfica: Ordovícico. Tremadociense, Ordovícico Inferior; Cystidé-kalken, Chasmopskalk y Stinchar limestone (Barr Series) del Ordovícico Medio; Starfish Bed (Ardmillan

series, Upper Drummuck Group), Lower Ardmillan series, Balclatchie Group y Québec City Formation del Ordovícico Superior.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Báltica y Laurencia. En Avalonia aparece en la localidad de Palais Montcalm, ciudad de Québec (Canadá), Nanty Caios, en Carmarthen (Gales) y en Desertcreat, Tyrone (Irlanda del Norte); en Báltica, en la localidad de Ålleberg, Verstergötland, y en Gotland (Suecia); y en Laurencia en Craighead, Balclatchie, Thraive Glen y Ardmillan, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 46 ejemplares de esta especie, tanto en moldes negativos como positivos. Todos provienen básicamente de la *Mrs. Robert Gray Collection* que se incorporó a la del NHM en 1920. Estratigráficamente son de la Stinchar limestone (Barr Series), del Ordovícico Medio; la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Lower Ardmillan series, Balclatchie Group, del Upper Bala, edades Sandbiense y Katiense, del Ordovícico Superior.

Aparecen en las localidades de Craighead, Balclatchie, Thraive Glen, Ardmillan, todas en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Sigladados como G 46605-G 46609, G 46618-G 46628, G 46629 (dos ejemplares con esta sigla), G 46630-G 46633, G 46635-G 46655, G 46845, PG 4217 y PG 5112. Hay cuatro ejemplares que destacan por su estado de conservación, en los que se puede ver la capa externa del exoesqueleto mismo, con un brillo anacarado y tono rosáceo. Son: G 46609, G 46629, G 46638 y G 46639 (estos últimos figurados por Slater, 1907: pl. 1: figs. 1-2 respectivamente).

Mayoritariamente estos ejemplares fueron adquiridos por el NHM en 1920, procedentes de la *Mrs. Robert Gray Collection*, a excepción del PG 4217 que proviene de la *Miss M. C. Crosfield Collection* que se incorporó en 1937 a la colección.

Diagnosis: Exoesqueleto con surcos angulares muy marcados, con flancos prominentes y lisos. Línea media surcada, con apariencia de surco angular, limitada por fuertes flancos lisos. Costillas transversales rectas con aspecto de amplias corrugaciones.

Diagnosis diferencial: Esta especie es fácilmente distinguible del resto de las especies que encontramos dentro de la colección del Museo Británico, gracias a las líneas medias surcadas bordeadas por elevaciones en donde no se continúa la ornamentación, al igual que el surco angular con prominentes flancos lisos. Pero, se la ha relacionado con otras especies como *Conularina kjerulfi* Holm, 1893 y *Eoconularia amoena* Sinclair, 1944 según Jerre (1994a) y Sinclair (1946).

Eoconularia linnarssoni (Holm, 1893) coincide con *Conularina kjerulfi* Holm, 1893 en la ornamentación formada por costillas transversales rectas, y difiere de la misma, fundamentalmente, por el curso de las costillas transversales, que en la primera especie citada es recto, y en la segunda, arqueado, y la sección transversal de la segunda que es circular (Jerre, 1994a).

En el caso de *Eoconularia amoena* Sinclair, 1944 difiere al tener una mayor densidad de costillas transversales esta especie que *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893).

Diagnosis sensu Holm (1893: p. 130): "*Skalet temligen stark afsmalnande, svagare närmare mynningen, starkare mot spetsen, till formen bildande en rhomboidisk pyramid, föga afvikande från en rhombisk, i det de närstående pyramidtorna skilja sig något litet till storleken, medan de motstående deremot äro lika stora. Tvärsnittet derföre den rhomboid med längdskilnaden mellan de båda sidoparen högst obetydlig. Pyramidtorna närmare mynningen nästan plana eller endast svagt konvexa, närmare spetsen deremot starkare konvexa, så att tvärsnittet här bildar en något sneddragen oval. Pyramidkanternas divergensvinkel i det större längdsnittet omkring 30°, i det mindre 22°. Segmentallinien i ytornas midtlinie, bildande en grund, men skarp och grof fåra. Kantrännorna äfvenledes grunda, men gröfre och starkare än segmentallinien. På skalets insida motsvaras de af en small, men hög list. Skalet tunnt, till färgen blågrått. Skulpturen utgöres af något oregelbundna, stundom med hvarandra anastomoserande rynkor, hvilka, tvärtemot hvad som vanligen är fallet, ej äro trubbvinkligt brutna på segmentallinien, utan öfver hela pyramidytan raka, eller bilda en mycket svag, mot mynningen konkav båge*" (La concha disminuye rápidamente, menos hacia la abertura, y más fuertemente hacia el vértice. La forma del molde es de una pirámide rómbica, de rombo algo plegado hacia la parte interna de las aristas de la pirámide dividiéndose estas mismas, mientras, por otra parte, permanecen constantes con la interrupción. La sección transversal es romboide con constricción longitudinal insignificante entre ambos pares de caras. Las caras de la pirámide son casi planas o sólo sutilmente convexas en la parte próxima a la abertura, haciéndose la convexidad mayor hacia el vértice, con lo que la sección transversal forma, aquí, una figura oval. Las aristas de la pirámide divergen en un ángulo de intersección que varía de 30° el mayor, a 22° el más pequeño. El segmentalismo de la línea media de las caras se basa en un fuerte surco agudo. Las aristas están recorridas por surcos más fuertes que los de las líneas segmentales. Se corresponden en el interior de la concha con un delgado, pero elevado listón. La concha delgada con un color azul-grisáceo. La escultura es algo irregular, a veces con corrugaciones anastomosadas, las cuales normalmente se oponen, rompiéndose por el segmentalismo, rectas a lo largo de toda la pirámide, o formando débiles arcos cóncavos hacia la abertura).

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 16): "*Shell small, tapering uniformly; cross section-square. Faces equal, flat, apical angle 16°-20°. Marginal grooves well marked, base rounded, edges smooth and prominent. Facial grooves strong, central; edges sometimes prominent. Aperture unknown; apex sharply pointed; apical septa unknown. Ornamentation absent. Growth-lines strongly marked, regular, horizontal, ending abruptly on either side of the marginal groove, leaving a smooth edge; at the central grooves replaced by fine atriae, bent down towards the apex, and meeting at an angle at base of the groove. Occassionally the growth-lines are hardly visible, and the shell is then quite smooth*" (Concha pequeña, disminuyendo uniformemente; sección transversal cuadrada. Caras iguales, planas, ángulo apical 16°-20°. Surcos marginales bien marcados, base redondeada, bordes lisos y prominentes. Fuertes surcos faciales, centrales; bordes a veces prominentes. Abertura desconocida; ápice muy puntiagudo; septos apicales desconocidos. Ornamentación ausente. Líneas de crecimiento fuertemente marcadas, regulares, horizontales, terminando abruptamente en cualquier lado del surco marginal, dejando un borde liso; reemplazadas en los

surcos centrales por finas estrías, curvadas adapicalmente, y coincidiendo en un ángulo en la base del surco. Ocasionalmente las líneas de crecimiento son apenas visibles, y la concha es, entonces, bastante lisa).

Diagnosis sensu Sinclair (1946: p. 387): *"Shell small, straight (?), tapering more rapidly near the aperture. Faces apparently plane, equal or subequal, apical angle about 17°. Cross section unknown. Marginal grooves rather wide and deep, details not seen. Mid-line of faces marked by a shallow linear depression. Surface smooth, with rather regular straight oblique grooves which do not reach either the mid-line or the shoulder of the angle; 4-6 of these grooves occur in a length of one millimeter"* (Concha pequeña, recta (?), disminuyendo más rápidamente cerca de la abertura. Caras aparentemente planas, iguales o subiguales, ángulo apical de unos 17°. Sección transversal desconocida. Surcos marginales bastante amplios y profundos, detalles no vistos. Línea media de la cara marcada por una depresión lineal somera. Superficie lisa, con surcos oblicuos rectos, bastante regulares, los cuales no alcanzan ni la línea media o el hombro de la arista; 4-6 de estos surcos ocurren en una longitud de un milímetro).

Descripción: Exoesqueletos incompletos de Conulariidae, que suelen conservar la capa externa con un brillo nacarado y tono rosáceo característico. Se han podido encontrar con ápice (G 46638-G 46639), pero no con las terminaciones aperturales. Con simetría tetrámera y sin sufrir torsión alguna. La longitud de estos especímenes incompletos suele oscilar entre unos 11 y 18 milímetros, y el ancho entre algo más de 3 y 6,59 milímetros. En la reconstrucción de los ejemplares, éstos pueden llegar a tener entre 30 y 46 milímetros de longitud, y de nueve a 15 milímetros de ancho. Por tanto, la relación longitud/anchura está entre tres y 3,3. La sección transversal es cuadrada, con sus lados convexos hacia el exterior del exoesqueleto. El ángulo apical en los ejemplares en los que se ha podido medir es casi constante, de 17°. Profundo surco angular con flancos prominentes y lisos. Con caras ligeramente convexas. La línea media tiene una forma característica, con forma análoga al surco angular. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Las caras tienen una ornamentación formada por gruesas costillas transversales, que se interrumpen en la base de los flancos que bordean la línea media surcada. Están en una densidad de 25 a 30 unidades en cinco milímetros en la zona apical a 20 en la abertural. La inclinación de las mismas varía de 9° a 15°. El curso de estas costillas es recto con un tipo de conexión curva flexionada, formando un ángulo intercostal de 152° a 170°.

Los septos se reflejan externamente en los ejemplares más deformados por una menor distorsión de la región de la línea media, manteniendo esta zona una continuidad que no es observada en el resto del exoesqueleto aplastado.

No hay ningún espécimen con las terminaciones aberturales completas, pero hay dos que tienen parte de una terminación, triangular muy afilada (G 46633, G 46639). Y hay dos ejemplares en los que se puede ver el ápice (G 46638-G 46639), y no parece ser muy puntiagudo.

Discusión: Los ejemplares descritos por Slater (1907) tienen mayores dimensiones, pudiendo alcanzar los 60 milímetros de longitud, y nunca menores de 50 milímetros. Los ejemplares del

NHM parecen tener menores proporciones. No se han podido reconstruir en su mayoría, debido a que eran unos fragmentos que carecían de los elementos anatómicos diferenciadores, pero en los que se ha llevado a cabo tal reconstrucción, sólo uno de los ejemplares se aleja de tales medidas, G 46639, probablemente sea una variación intraespecífica, ya que es de los especímenes mejor conservados, pudiendo llegarse a vislumbrar parte de una terminación abertural. Por otra parte, es el único en el que apenas se observan los pliegues transversos que caracterizan las caras del exoesqueleto. Seguramente se deba a la pérdida de alguna o algunas de las capas más externas del exoesqueleto.

La sección transversal fue descrita por Holm (1893) como romboide con los lados convexos, agudizándose la convexidad más hacia el ápice, con lo que no coincidiría con los ejemplares descritos por Slater (1907), ni con los de la colección londinense. Los primeros con la sección cuadrada, y los segundos con sección cuadrada y lados ligeramente convexos. Así, en el ejemplar G 46639, tiene una sección transversal que tiende a una forma oval, de la que se diferencia al marcarse los surcos angulares. Puede que se deba a la deformación que haya podido sufrir, o sea el mismo caso que el holotipo de Holm (1893), que fue descrito con sección transversal rómbica con las caras convexas, es decir, sección oval con los surcos angulares marcados. De la misma manera, Holm (1893) describió el ángulo apical con más de 22° y menos de 30°. Este incremento en el ángulo apical respecto al resto de los ejemplares descritos y estudiados es, sin lugar a dudas, consecuencia de la deformación, ya que en los ejemplares del NHM tenían un ángulo apical casi constante de 17°, y cuando el ejemplar estaba algo deformado, este ángulo podía alcanzar los 21°. El color azul-grisáceo al que alude Holm (1893) puede deberse a la composición de la roca en la que están incluidos, a diferencia de los especímenes estudiados que tienen un color, inequívocamente, rosado.

Respecto a las costillas transversales, fueron referidas por Slater (1907) como líneas de crecimiento, sin considerar que fuese algún tipo de ornamentación de las caras del exoesqueleto. Pero, la forma de las mismas y su espaciado nos indican que son las costillas transversales. Éstas tienen una superficie lisa, sin portar otros elementos.

Observaciones:

- Slater (1907) cita que la *Mrs. Gray Collection* tiene casi 30 ejemplares de esta especie, y realmente supera la cuarentena en la colección del NHM, son 45 ejemplares, ya que se han incorporado ejemplares que estaban determinados como *Conularia* sp.
- *Eoconularia? forensis* Sinclair, 1946 debe ser considerado sinónimo posterior de *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893), con la que comparte las características diagnósticas.

Género ***Metaconularia*** Foerste, 1928

- 1893 *Moniliferae* Holm, 133-135.
- * 1928 *Metaconularia* Foerste, p. 107.
- 1939 *Metaconularia* Foerste, 1928; Bouček, p. A121.
- 1944 *Metaconularia* Foerste, 1928; Shimer & Shrock, p. 79.
- 1952 *Anaconularia* Sinclair, 139-140.
- 1952 *Exoconularia* Sinclair, p. 139.
- 1956b *Exoconularia* Sinclair, 1952; Moore & Harrington [cop. Sinclair 1952], p. F61.
- 1956b *Anaconularia* Sinclair, 1952; Moore & Harrington [cop. Sinclair 1952], p. F61.
- 1956b *Metaconularia* Foerste, 1928; Moore & Harrington, p. F61.

Especie tipo: *Conularia aspersa* Lindström, 1884 (Lindström, 1884: p. 46).

Distribución estratigráfica: Desde el Ordovícico Inferior al Devónico Inferior con seguridad. Además se ha citado en el Jurásico Inferior, con *Conularia cancellata* Sandberger, 1847 (Argéliez, 1856: p. 186). En el Ordovícico Inferior-Medio en la Klabava Formation. En el Ordovícico Medio: Chasmopskalk, Diyz Formation, Dobrotivá Formation, Formación Sueve, Galena Group, Griffelschiefer Formation, Kimmswick Formation, Leray Formation, Orthocerkalk, Östersjö-kalk, Pizarras de Navas de Estena, Plattin Formation, Šárka Formation, Trenton Group, Valcour Formation, Valongo Formation y Viola Limestone. En el Ordovícico Superior: Acton Scott Beds, Bohdalec Formation, *Étage D* de Barrande, Grès de May, Letná Formation, Libeň Formation, Lyckholm beds, Mingan Formation, Orthocerkalk, Scisti argillosi, Vinice Formation, Zahořany Formation, Maquoketa Formation, *Orthisina* zone, Starfish Bed, Trilobite Zone y Zdice Beds. En el Llandovery: Budnany Formation, e2 (Holm, 1893), eB (Bouček, 1928), Liteň Formation, Manitoulin Formation, Lower Visby Beds, *Pentamerus* sandstone y Saugh Hill Group. En el Wenlock: Hemse Beds, Högklint Beds, *Lecthyalus* shale, Lockport Formation, Slite Beds, Upper Visby Beds, Wenlock Limestone y Wenlock Shales. En el Ludlow: *Asterias* beds, Bertie Formation, Brachiopodskiffernen Borenschult, Niagara (Rochester) Shale y *Pterygotus* beds. En el Devónico Inferior: Belén Formation, Capa F1 (Holm, 1893), Hunsrückschiefer y Kosor Limestone.

En un cuadro quedarían registradas las unidades estratigráficas como siguen:

Época	Litoestratigrafía
Jurásico Inferior (?)	Formación desconocida: " <i>partie inférieure du lias moyen, toarcien de M. d'Orbigny</i> " (Argéliez, 1856: p. 186)
Devónico Inferior	Belén Formation Capa F1 (Holm, 1893) Hunsrückschiefer, Dachschiefer Kosor Limestone
Ludlow	<i>Asterias</i> beds Bertie Formation Brachiopodskiffenen Borensult Niagara (Rochester) Shale <i>Pterygotus</i> beds
Wenlock	Hemse Beds Höglint Beds <i>Lecthyalus</i> shale Lockport Formation Slite Beds Upper Visby Beds Wenlock Limestone Wenlock Shales
Llandovery	Budnany Formation e2 (Holm, 1893) eB (Bouček, 1928) Llŷdian Formation Manitoulin Formation Lower Visby Beds <i>Pentamerus</i> sandstone Saugh Hill Group
Ordovícico Superior	Acton Scott Beds Bohdalec Formation <i>Étage D</i> de Barrande Grès de May Ktaoua Formation Letná Formation Libeň Formation Lyckholm beds Maquoketa Formation Mingan Formation <i>Orthisina</i> zone Orthocerkalk Scisti argillosi Starfish Bed Trilobite Zone Vinice Formation Zahořany Formation Zdice Beds
Ordovícico Medio	Chasmopskalk Díaz Formation Dobrotivá Formation Formación Sueve Galena Group Griffelschiefer Formation Kimmswick Formation

	Klabava Formation Leray Formation Orthocerkalk Östersjö-kalk Pizarras de Navas de Estena Plattin Formation Šárka Formation Trenton Group Valcour Formation Valongo Formation Viola Limestone
Ordovícico Inferior	Klabava Formation

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Báltica, Gondwana y Laurencia. En Avalonia aparece en: Shropshire (Inglaterra), Westmoreland (Inglaterra), Merionethshire (Gales), Denbighshire (Gales), Worcestershire (Inglaterra), Carnarvonshire (Gales), Northamptonshire (Inglaterra) y Herefordshire (Inglaterra). En Báltica asoma en: Brandemburgo (Alemania), Mecklenburg (Alemania), Kegel (Estonia), Besarabia (Moldavia), Oslo (Noruega), Gotland (Suecia), Öland (Suecia) y Uppland (Suecia). En Gondwana lo encontramos en: Andes Centrales (Bolivia), Hunsrück (Alemania), Ibérica (España), Normandía y Avéyron (Francia), Cerdeña (Italia), Hoggar (Marruecos), Gevin (Mauritania), Bohemia (República Checa) y Bósforo (Turquía).

Y por último en Laurencia en: Hamilton (Ontario), Manitoulin Island (Ontario), Parroquet Island (Québec), Val Tetreau (Québec); Black River (Wisconsin), Blue Island (Illinois), Erie (Nueva York), Fillmore (Iowa), Fillmore (Minnesota), Gasport (Nueva York), Herkimer (Nueva York), Lockport (Nueva York), New London (Missouri), St. Lawrence Valley (Nueva York) y Vermont (Nueva York); y Ayrshire (Escocia) y probablemente en Bwlch-y-gasey (Escocia).

Expresado y ampliada la información de localidades queda como sigue:

<i>Paleocontinente</i>	<i>País</i>	<i>Localidad</i>
Avalonia	Reino Unido	Acton Scott, Shropshire (Inglaterra) Aldon, Shropshire (Inglaterra) Benson Knot, Kendal, Westmoreland (Inglaterra) Blaendinan, cerca de Llandrillo, Merionethshire (Gales) Bryn-Melyn, cerca de Bala, Merionethshire (Gales) Buildwas Bridge, Shropshire (Inglaterra) Cerigcoedog, SE Corwen, Denbighshire (Gales) Church Hill, Leintwardine, Herefordshire (Inglaterra) Cynwyd, cerca de Cornwen, Merionethshire (Gales) Dudley, Worcestershire (Inglaterra) Dwyros Farm, Aberdaron, Carnarvonshire (Gales) Gretton, Northamptonshire (Inglaterra) Ledbury, Herefordshire (Inglaterra) Leintwardine, Herefordshire (Inglaterra)

		<p>Llangolleri, Denbighshire (Gales)</p> <p>Malvern, Worcestershire (Inglaterra)</p> <p>Mocktree, Shropshire (Inglaterra)</p> <p>Nantglyn, Denbighshire (Gales)</p> <p>Nantyr, Glyn Ceiriog, Denbighshire (Gales)</p> <p>Norbury, cerca de Bishops Castle, Shropshire (Inglaterra)</p> <p>Parklane, Shropshire (Inglaterra)</p> <p>Pont Hafodgynfor, Glyn Ceiriog, Denbighshire (Gales)</p> <p>Purlieu Lane, Colwall, Worcestershire (Inglaterra)</p> <p>River Onny, Jack Selither, Shropshire (Inglaterra)</p> <p>Sheldenton, Ludlow, Shropshire (Inglaterra)</p> <p>Unterbarrow, Kendal, Westmoreland (Inglaterra)</p>
Báltica	Alemania	<p>Eberswalde (Brandemburgo)</p> <p>Mecklenburg</p>
	Estonia	Oddalem, Kegel
	Moldavia	Chotim, Besarabia
	Noruega	Hovedön, Oslo
	Suecia	<p>Allekvia (Gotland)</p> <p>Ar (Gotland)</p> <p>Böda (Öland)</p> <p>Borensult, Östergötland (Gotland)</p> <p>Djupvik, Eksta (Gotland)</p> <p>Hallshuk, Grisvård (Gotland)</p> <p>Kyrkviken, Fårö (Gotland)</p> <p>Lansa, Fårön (Gotland)</p> <p>Snäckgärdet, Visby (Gotland)</p> <p>Vattenfallet, Visby (Gotland)</p> <p>Ireviken (Gotland)</p> <p>Lauterhornsvik (Gotland)</p> <p>Lusklint (Gotland)</p> <p>Öjle Myr, Visby (Gotland)</p> <p>Rabeck (Öland)</p> <p>Saxriv (Gotland)</p> <p>Sund, Bottnicum (Uppland)</p> <p>Svarven (Gotland)</p> <p>Västergarn (Gotland)</p> <p>Vattenfallet, Visby (Gotland)</p>
Gondwana	Alemania	Hunsrück
	Bolivia	Cahuanota (Andes Centrales)
	España	<p>Almadén (Ciudad Real)</p> <p>Arroyo Acebrón, Las Ventas con Peña Aguilera (Toledo)</p> <p>Galicia-Tras-Os-Montes</p> <p>Hierros de Guadalajara (Guadalajara)</p> <p>Navas de Estena (Ciudad Real)</p> <p>Retuerta del Bullaque (Ciudad Real)</p> <p>San Tirso de Abre (Asturias)</p> <p>Sierra de Tames (Salamanca)</p> <p>Túnel de El Fabar (Asturias)</p>
	Francia	<p>Caen (Normandía)</p> <p>Domfort (Normandía)</p> <p>Ille-et-Vilaine (Normandía)</p> <p>Jurques, Valdecie (Normandía)</p> <p>May, Calvados (Normandía)</p> <p>Milhau (Aveyron)</p>

		Orne (Normandía) Saint-Germain (Normandía)
	Italia	Perdas de Fogu, Flumini (Cerdeña) Portixeddu, Iglesias (Cerdeña)
	Marruecos	Ida-ou-Zal (Hoggar) Oued Ksiksou (Hoggar) Taouz (Hoggar)
	Mauritania	Gevin
	República Checa	Bohdalec Cernín Cheznovice, Mýto Chrasténice Čilina, cerca de Rokycany Czernin Dlouhá Hora (= Dlauha-Hora) Drabov Ejpovice Hredle Jarov Karès, en las cercanías de Mauth Karýzek Kosor (= Kozorz) Kraz Lejskov (= Leiskov) Letná Lety, cerca de Revnice Levín, cerca de Zdice Lhotka Libeň (= Lieben) Lisek, cerca de Béraun Lodénice (= Lodenitz) Malé Přílepy Mt. Ded (= Mt. Drabov) Nerudova Nucice (" Vinice") Osek (= Vosek) Pernikárka Plzenec Pod Lahovskou (entre Radotín y Velká Chuchle) Podolí Praga (= Praha) Praskolesy (= Praskoles) Radotín Rozmitál (Vltava) Strasnice (= Stražnitz) Svatá Dobrotivá Trubín (=Trubín) Trubsko Velká Chuchle Veselá (= Wesela) Vokovice Vráž (= Wraž)

		Vrsovice (= Vrschovitz) Winica, Trubin Zahořany (= Zahorzan) Zdice
	Turquía	Cengelkoy (Bósforo)
	Canadá	Gibraltar, Manitoulin Island (Ontario) Grimsby, Hamilton (Ontario) St. Lawrence, Parroquet Island (Québec) Val Tetreau (Québec)
	EE.UU.	Champlain Valley, Vermont (Nueva York) Black River (Wisconsin) Blue Island (Illinois) Fillmore (Iowa) Fillmore (Minnesota) Gasport (Nueva York) Lockport (Nueva York) New London (Missouri) North Buffalo, (Nueva York) St. Lawrence Valley (Nueva York) Trenton Falls, Herkimer (Nueva York)
Laurencia	Reino Unido	Bwlch-y-gasey (Escocia) (no es seguro) Thraive Farm, en Girvan, Ayrshire (Escocia) Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia) Wooland Point, en Girvan, Ayrshire (Escocia)

Ejemplares estudiados:

Hay 273 ejemplares de este taxón, desde el Ordovícico Inferior al Ludlow. En el Ordovícico en: Ordovícico Inferior en formación desconocida; Ordovícico Medio en Chasmopskalk, Diyiz Formation y Dobrotivá Formation; Ordovícico Superior en Acton Scott Beds, *Étage D* de Barrande, Grès de May, Lyckholm beds, *Orthisina* zone, Starfish Bed y Trilobite Zone. En el Silúrico en: Llandovery en *Pentamerus* sandstone y Saugh Hill Group; Wenlock, probablemente en las Visby beds, y en Wenlock Limestone y Wenlock Shales; y en Ludlow en Lower Ludlow y Niagara (Rochester) Shale.

Quedaría como en el siguiente cuadro:

Época	Litoestratigrafía
Ludlow	Lower Ludlow Niagara (Rochester) Shale
Wenlock	Visby beds (no es seguro) Wenlock Limestone Wenlock Shales
Llandovery	<i>Pentamerus</i> sandstone Saugh Hill Group
Ordovícico Superior	<i>Orthisina</i> zone Starfish Bed Trilobite Zone Acton Scott Beds <i>Étage D</i> de Barrande Grès de May Lyckholm beds
Ordovícico Medio	Chasmopskalk Diyz Formation Dobrotivá Formation
Ordovícico Inferior	Formación desconocida

Aparece en diferentes localidades en los paleocontinentes de Avalonia, Gondwana y Laurencia. En Avalonia se ha encontrado en Herefordshire, Northamptonshire, Shropshire y Worcestershire en Inglaterra; y Carnarvonshire, Corwen, Denbighshire, Merionethshire en Gales. En Báltica ha aparecido en Estonia, Noruega y Suecia. En Gondwana en May en Francia; y en diversas localidades de la República Checa: Drabov, Karýzek, Lodénice (= Lodenitz), Mt. Ded (= Mt. Drabov), Osek (= Vosek), Veselá (= Wesela), Vráž (= Wraž), Winica, Trubin y Zahořany (= Zahorzan). Y en Laurencia en: Ontario y Québec en Canadá; estado de Nueva York en EE.UU.; y en Escocia en el Reino Unido.

Expresado y ampliada la información de localidades queda como sigue:

<i>Paleocontinente</i>	<i>País</i>	<i>Localidad</i>
Avalonia	Reino Unido	Acton Scott, Shropshire (Inglaterra)
		Aldon, Shropshire (Inglaterra)
		Blaendinan, cerca de Llandrillo, Merionethshire (Gales)
		Buildwas Bridge, Shropshire (Inglaterra)
		Cerigcoedog, SE Corwen, Denbighshire (Gales)
		Church Hill, Leintwardine, Herefordshire (Inglaterra)
		Cynwyd, cerca de Cornwen, Merionethshire (Gales)
		Dudley, Worcestershire (Inglaterra)
		Dwyros Farm, Aberdaron, Carnarvonshire (Gales)
		Gretton, Northamptonshire (Inglaterra)
		Ledbury, Herefordshire (Inglaterra)
		Leintwardine, Herefordshire (Inglaterra)
		Llangoller, Denbighshire (Gales)
		Malvern, Worcestershire (Inglaterra)
		Mocktree, Shropshire (Inglaterra)
		Nantglyn, Denbighshire (Gales)
		Nantyr, Glyn Ceiriog, Denbighshire (Gales)
		Norbury, cerca de Bishops Castle, Shropshire (Inglaterra)
		Pont Hafodgynfor, Glyn Ceiriog, Denbighshire (Gales)
Báltica	Estonia	Oddalem, Kegel
	Noruega	Hovedön, Oslo
	Suecia	Rabeck (Öland)
		Visby (Gotland)
Gondwana	Francia	May, Calvados (Normandía)
	República Checa	Drabov
		Karýzek
		Lodénice (= Lodenitz)
		Mt. Ded (= Mt. Drabov)
		Osek (= Vosek)
		Veselá (= Wesela)
		Vráž (= Wraž)
Laurencia	Canadá	Grimsby, Hamilton (Ontario)
		Québec
	EE.UU.	Lockport (Nueva York)
	Reino Unido	Bwlch-y-gasey (Escocia) (no es seguro)
		Thraive Farm, en Girvan, Ayrshire (Escocia)
		Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia)
		Wooland Point, en Girvan, Ayrshire (Escocia)

Sólo hay cinco taxones determinados con nomenclatura abierta, y el resto a nivel específico.

Diagnosis: Suelen tener gran tamaño. Aristas normalmente surcadas. Línea media marcada, fundamentalmente, por cambio de dirección de costillas transversales. Éstas coalescentes en línea media y surco angular. Forma arqueada y conexión tipo curva flexionada o curva angulosa. Tubérculos pueden estar alineados verticalmente formando costillas longitudinales. Crestas septales pares, pueden manifestarse externamente con líneas secundarias.

Diagnosis sensu Foerste (1928: p. 107): *“Shell similar to typical Conularia in form, but very thin, its surface ornamented by very minute granules or papillae, usually too small to be distinguishable readily with the unassisted eye. These granules are arranged in numerous transverse and vertical rows. Each of the four faces of the shell is supplied on its interior with two vertical septa which are close to the median line of the face. These septa are very thin, and project inward only for a very short distance, often only half a millimeter or less. Frequently the location of these septa can be determined through the very thin shell in the form of two very narrow vertical lines, more or less distinctly darker than the remainder of the shell, at a moderate distance from one another, one on each side of the median line of each face of the shell”* (Concha similar a la típica *Conularia* en forma, pero muy delgada, su superficie ornamentada por diminutos gránulos o papilas, normalmente demasiado pequeños para ser discernible sin aumento. Estos gránulos se disponen en numerosas filas transversas y verticales. Cada una de las cuatro caras de la concha está provista en su interior con dos septos verticales los cuales están cerca de la línea media de la cara. Estos septos son muy delgados, y se proyectan a muy poca distancia hacia el interior, a menudo sólo medio milímetro o menos. Frecuentemente, la localización de estos septos puede determinarse a través de la delgada concha, en la forma de dos líneas verticales muy estrechas, marcadas más o menos oscuras que el resto de la concha, a una distancia moderada una de otra, una en cada lado de la línea media de cada cara de la concha).

Diagnosis sensu Bouček (1939: p. A121): *“Mittellinie als schwache Furche oder, nur als eine dunklere Linie ent- wickelt; Seiten- und Nebenlinien vorhanden. An der inneren Oberfläche beider- seits der Mittellinie (schwache Leiste) entsprechen den Nebenlinien zwei parallel verlaufende Septen. Verzierung aus kleinen rundlichen oder ovalen Wörzchen zusammengesetzt, die in horizontale und vertikale Reihen maschenartig ge- ordnet sind”* (Línea media con un débil surco o sólo marcada por una línea de color más oscuro; con líneas accesorias y secundarias. Los septos a ambos lados de la línea media (débil banda), corresponden en la superficie interna a las líneas secundarias. La ornamentación está formada por pequeños tubérculos desde redondeados a ovales, que se disponen en filas verticales y horizontales).

Diagnosis sensu Moore & Harrington (1956: p. F61): *“Corners with rather inconspicuous shallow furrow; periderm of faces very thin, surface marked by nearly horizontal transverse rows of minute granules which also may be aligned vertically; mid-line of faces inconstantly marked by faint groove or not defined externally, on inner side enclosed by a pair of well-developed septal ridges which in compressed specimens may distort outer surface so as to produce longitudinal linear elevations; aperture closed by extensions of facial periderm in form of triangular lappets”* (Aristas con surco somero, bastante inconspicuo; peridermo de las caras muy delgado, superficie marcada por filas transversales casi horizontales de diminutos gránulos los cuales también pueden estar alineados verticalmente; línea media de las caras marcada intermitentemente por un débil surco o no definida

externamente, en la cara interna rodeada por un par de crestas septales bien desarrolladas las cuales en especímenes aplastados pueden distorsionar la superficie externa y producir elevaciones lineares longitudinales; abertura cerrada por extensiones faciales del peridermo en forma de lóbulos triangulares).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera o birradial, con exoesqueletos de forma piramidal aguda. Suelen ser rectos, aunque hay especies como *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867) que se caracterizan por la torsión de sus exoesqueletos entre 35° y 40°, y algunos especímenes aislados en ciertas especies con una ligera torsión: *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845) por citar una especie que se ha estudiado; pero también hay más especies con torsión en sus exoesqueletos que se han citado en la literatura: *M. imperialis* (Barrande, 1867), *M. exquisita* [Barrande, 1867]). Estos ejemplares, normalmente, tienen una gran dimensión, oscilando entre los 100 y 200 milímetros de longitud y entre 6 y 44 milímetros de ancho. Aunque hay especímenes que no miden más de 28 milímetros de longitud. La relación longitud/anchura tiene una gran variación, entre 2,05 y 6,13. El espesor del exoesqueleto es extremadamente fino, siempre menor de medio milímetro, por lo que en los ejemplares aplastados se puede marcar el septo externamente. La sección transversal puede ser, desde octogonal a rómbica, rectangular, e incluso cuadrada. El ángulo apical, dependiendo de las especies, está entre los 8,5° y 17°, y entre los 17° y 33,5°. Aristas surcadas, con una gran variabilidad de más a menos marcadas, con flancos romos. Hay especímenes de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867) en los que no se puede observar en la mayoría de los especímenes porque no se conserva. Línea media se marca, principalmente, por el cambio de dirección de las costillas transversales, que pueden formar una cresta (*M. slateri* [Reed, 1933]) o un surco (algunos especímenes de *M. aspersa* [Lindström, 1884]). Se han observado tanto líneas secundarias, como accesorias. Las líneas secundarias se corresponden con las crestas septales pares, éstas con una proyección interna de unos 0,05 milímetros.

Su ornamentación está basada en costillas transversales, longitudinales y tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes en la línea media y en el surco angular. La densidad de las mismas puede oscilar entre 7 y 100 unidades en cinco milímetros. Su inclinación varía de 3° a 27°. La forma de estas costillas es arqueada con un tipo de conexión curva flexionada o curva angulosa. El ángulo intercostal que forman es de 124° a 156°. Las costillas longitudinales están formadas por la alineación de los tubérculos en disposición vertical, a lo largo del exoesqueleto. Hay alguna especie en la que dominan las costillas longitudinales sobre las transversales, como en *M. slateri* (Reed, 1933), y otra en la que no tiene costillas longitudinales (*M. sowerbyi* [Verneuil, 1845]). La densidad de estas costillas es de 42 a 80 unidades en cinco milímetros. La relación costillas transversales/longitudinales, en las especies que tienen ambos tipos de costillas, oscila de 1:2 a 2,1:1. Los tubérculos tienen una forma semiesférica o semicúbica, que pueden llegarse a unir entre ellos para formar las costillas longitudinales. La densidad de los tubérculos tiene una gran variabilidad dependiendo de las especies, desde 15 a 450 unidades en cinco milímetros (*M. sowerbyi* (Verneuil, 1845) y *M. microscopica* (Slater, 1907) respectivamente, aunque lo normal es que oscile entre 75 y 110 unidades en cinco milímetros. Puede tener crestas intercostales adaberturales, con una densidad entre 15 y 30 unidades en cinco milímetros. Con surcos

intercostales que separan las costillas transversales que pueden ser lisos o tener las crestas intercostales.

Se ha observado el septo en algunas especies como en *M. aspersa* (Lindström, 1884) con un ancho de 0,3 a 0,5 milímetros. El tipo de cierre de la abertura es triangular, y se ha encontrado en la mayoría de las especies. Con tabique apical redondeado y liso. Y el ápice es muy puntiagudo.

Discusión: Si nos ceñimos a la descripción original de este taxón (Bouček, 1939: p. A121) está incluida la descripción que da posteriormente Sinclair en 1952 de *Exoconularia*: “*Faces with accessory longitudinal lines varying in position in different species, surface bearing transverse rows of pustules*” (Caras con líneas longitudinales accesorias variando en posición en diferentes especies, superficie portando filas transversales de pústulas). De acuerdo con su definición, las características diagnósticas de este género son: (1) las líneas accesorias, que de acuerdo con la terminología que se está utilizando en este trabajo son las líneas secundarias, que dependiendo de las especies pueden estar más o menos cercanas a la línea media y que son consecuencia de las crestas septales pares que se sitúan en el interior del exoesqueleto, y que en especímenes aplastados se marcan externamente; (2) y las costillas transversales con tubérculos. Ambas características incluidas en el género que nos ocupa: *Metaconularia* Foerste, 1928. La posición de las líneas secundarias, dependiendo del aplastamiento que hayan sufrido los ejemplares pueden estar más o menos alejadas de la línea media, por lo tanto no hay razón para distinguir entre los dos géneros, como hizo Sinclair en 1952.

En lo que respecta a la distinción que también hizo Sinclair en 1952 del género *Anaconularia*, con tan sólo una especie: *Anaconularia anomala* (Barrande, 1867): “*Conulariinae with no trace of a corner groove, but instead with the corner of the shell elevated into a sharp or rounded ridge*” (Conulariinae sin marca de surco angular, en su lugar la arista de la concha está elevada en una cresta aguda o redondeada), está basada en especímenes que se conservan como moldes positivos, en los que no se aprecia su ornamentación. Pero, después de encontrar ejemplares, no sólo el que figura en la colección británica que se está estudiando, en los que se ha podido observar tanto las costillas transversales como los tubérculos, con la disposición que caracteriza al género *Metaconularia* Foerste, 1928, además de encontrar especímenes con aristas surcadas, han pasado a formar parte de este último género.

Según Hughes *et al.* (2000: p. 835), la ornamentación de este taxón es tuberculada, es decir, que las costillas longitudinales tienen el mismo relieve que las transversales, afirmación que no se cumple en todas las especies que incluye este género. Así, en el caso de *M. aspersa* (Lindström, 1884) y *M. sowerbyi* (Verneuil, 1845) no puede ser, ya que no tienen costillas longitudinales. A pesar de tener tubérculos, éstos no tienen una disposición longitudinal, sino tan sólo transversal, por lo tanto no cumplen la aseveración citada anteriormente.

Observaciones:

- Se ha podido observar que los tubérculos suelen tener una disposición regular sobre las costillas transversales, al contrario que en las longitudinales.

- Es muy factible encontrar fragmentos exoesqueléticos de este taxón, pertenecientes a las crestas septales pares unidas a parte de la pared (ver estudio sobre estos fragmentos de Jerre, 1994a).

Especies de este género que están en el NHM:

<i>Metaconularia anomala</i> (Barrande, 1867)	(*)
<i>Metaconularia aspersa</i> (Lindström, 1884)	(*)
<i>Metaconularia consobrina</i> (Barrande, 1855)	
<i>Metaconularia exquisita</i> (Barrande, 1867)	
<i>Metaconularia imperialis</i> (Barrande, 1867)	
<i>Metaconularia microscopica</i> (Slater, 1907)	
<i>Metaconularia modesta</i> (Barrande, 1867)	
<i>Metaconularia punctata</i> (Slater, 1907)	(*)
<i>Metaconularia pyramidata</i> (Hoeninghaus, 1832)	(*)
<i>Metaconularia slateri</i> (Reed, 1933)	(*)
<i>Metaconularia sowerbyi</i> (Verneuil, 1845)	(*)
<i>Metaconularia vesicularis</i> (Slater, 1907)	

(*) especies que se han estudiado.

***Metaconularia anomala* (Barrande, 1867)**

(Lámina 18: figuras 1-9; lámina 19: figuras 1-7)

1855a *Conularia anomala* Barrande, p. 388.

1855b *Conularia anomala* Barrande, p. 441.

* 1867 *Conularia anomala* Barrande, 33-34, pl. 7: figs. 9-18, pl. 8: figs. 23-27, pl. 9: figs. 18-35.

. 1867 *Conularia rugulosa* Barrande, p. 51, pl. 2 : figs. 7-9; pl. 6 : figs. 9-12.

. 1877 *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 ; de Tromelin, p. 31.

1927 *Conularia anomala* Barrande, 1867; Zittel, p. 572: fig. 1074.

1928 *Conularia anomala* Barrande, 1867 ; Bouček, 76-77, figs. 6-7, pl. 3, figs. 12-13, pl. 4, fig. 1.

. 1928 *Conularia rugulosa* Barrande, 1867; Bouček, p. 97, fig. 17, pl. 1 : figs. 3-4.

1937 *Conularia anomala* Barrande, 1867; Kiderlen [cop. Barrande 1867], p. 130: fig. 12, p. 139: fig. 25.

1939 *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867); Bouček [cop. Bouček 1928], p. A115: fig. 2f, p. A117: fig. 4c.

1952 *Anaconularia anomala* (Barrande, 1867); Sinclair, 1952, p. 139.

1956a *Anaconularia anomala* (Barrande, 1867); Moore & Harrington [cop. Barrande 1867], p. F36: fig. 27.

1956b *Anaconularia anomala* (Barrande, 1867); Moore & Harrington [cop. Barrande 1867], p. F61: fig. 48, p. F62.

1987a *Anaconularia anomala* (Barrande, 1867); Babcock *et al.* [cop. Barrande 1867], pp. 94, 95: fig. 2.

Serie tipo:

De la colección de Barrande (1867) de *Conularia anomala* Barrande, 1867 hay al menos 1501 sintipos de la que Sinclair eligió un lectotipo (Sinclair, 1952: p. 140), y el resto pasa, por tanto, a ser paralectotipos.

Lectotipo: *Anaconularia anomala* (Barrande, 1867) del Sanbiense (Ordovícico Superior), del Mt. Ded (= Mt. Drabov). Ejemplar descrito y figurado por Barrande (1867: 33-34, pl. 7: figs. 10-11), y que presumiblemente se localiza en el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga) (Sinclair, 1952: p. 140).

Más de 1500 paralectotipos: *Anaconularia anomala* Barrande, 1867, en las cuarcitas del Sanbiense (Ordovícico Superior), en las localidades de Mt. Ded (= Mt. Drabov) y en el barranco de Veselá (= Wesela), cerca de Béraun de la Cuenca de Bohemia, República Checa. Factiblemente se encuentran en el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga), en la República Checa. Descritos y algunos figurados por Barrande (1867: pp. 33-34, pl. 7: figs. 9, 12-18, pl. 8: figs. 23-27, pl. 9: figs. 18-35).

Al menos 3 sintipos de *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 de las cuarcitas de la Letná Formation del Sanbiense (Ordovícico Superior) del Mt. Ded (= Mt. Drabov), en la cuenca de Bohemia, República Checa. Seguramente se localizan en el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga). Descritos y tres figurados por Barrande (1867: p. 52, pl. 2: figs. 7-9, pl. 6: figs. 9-12).

Distribución estratigráfica: En el Ordovícico Superior. Aparece en las formaciones Letná y Libeň; en Grés de May; y en la Ktaoua Formation, todas del Sanbiense (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en las regiones de Armórica (May en Normandía), Iberia (Hierros en Guadalajara, San Tirso de Abre en Asturias y en Galicia), Bohemia (Drabov, Karýzek, Kraz, Lisek, Mt. Ded (= Mt. Drabov) y Veselá (= Wesela)) y probablemente en Hoggar (Erfoud) (Samuelsson *et al.*, 2001: p. 367)

Ejemplares estudiados:

Hay 41 ejemplares de esta especie, todos del Sandbiense, del Ordovícico Superior de Bohemia, de las localidades de Drabov, Mt. Ded (= Mt. Drabov) y Veselá (= Wesela), con las siglas: 80219, 80219a-80219b (molde positivo y negativo), 80219c (con ésta están registrados dos ejemplares), 80219d-80219l, 80219n, 80386a-f, 80387a-h, 80388 (con ésta están registrados tres ejemplares), G 1478 (con ésta están registrados tres ejemplares) y G 10045.

La mayoría de estos ejemplares (80219, 80219a-80219j, 80219n, 80386a-f y 80387a-h) no tienen registrada su historia museística. Los otros especímenes se incorporaron a la colección entre 1884 y 1856. Dos ejemplares siglados como G 1478 fueron comprados en 1884 a B. Stürtz, tres ejemplares siglados como 80388 y 80219k-80219l se compraron al Dr. J. Barrande en 1856 y, por último, G 10045 se compró a F. H. Butler en 1889, éste a su vez provenía de la *John E. Gray Collection*.

Diagnosis: Mayoría de especímenes con torsión helicoidal a lo largo del eje axial que pueden alcanzar 40° en individuos adultos, dando sección transversal triangular (adabertural) y cuadrangular (adapicalmente) en un mismo espécimen.

Diagnosis diferencial: Los especímenes que tienen sección transversal cuadrangular y triangular en un mismo ejemplar les hacen diferentes a cualquier otra especie. En el caso de tener únicamente sección cuadrangular se le parecería a *Metaconularia pyramidata* (Barrande, 1867), que sería la única especie dentro de la colección, que se le podría relacionar de *visu*, y de la que se diferencia por su menor tamaño, menor relación longitud/anchura, mayor ángulo intercostal, y menor densidad de las costillas transversales, entre dos y tres veces menor. Los últimos caracteres no son siempre visibles, razón por la que hay autores que han considerado a *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 coespecífica de *Metaconularia pyramidata* (Barrande, 1867) por Pillet & Beaulieu (1998).

Diagnosis sensu Sinclair (1952: p. 139): “*Conulariinae with no trace of a corner groove, but instead with the corner of the shell elevated into a sharp or rounded ridge*” (Conulariinae sin marca de surco angular, sino con la arista de la concha elevada en cresta afilada o redondeada).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera, a excepción de los especímenes que sufren torsión en sus exoesqueletos, teniendo simetría tetrámera o birradial y trirradial en un mismo espécimen, a consecuencia de haber perdido, con el crecimiento, una arista y una línea media. La forma de su exoesqueleto es piramidal aguda, recta. Su longitud es muy variable, entre 27 y casi 100 milímetros, y el ancho entre siete y 27 milímetros acorde a los ejemplares a los que se ha tenido acceso. Pero, en la literatura se han citado longitudes de hasta 200 milímetros (Barrande, 1867: p. 34; Bouček, 1928: p. 77). La relación longitud/anchura oscila de 2,43 a 3,85. Sección transversal cuadrada, rectangular o rómbica aberturalmente y triangular apicalmente. El ángulo apical varía de 11° a, incluso, 35°, aunque lo normal es que esté alrededor de los 20°. Aristas que se suelen conservar afiladas, en cresta, pero se han podido observar especímenes con surco angular, cuyos flancos son romos (G 1478). Las caras son algo cóncavas o aplanadas. Línea media surcada. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Entre los elementos de la ornamentación tenemos las costillas transversales y los tubérculos. Ambos elementos sólo se han podido estudiar en uno de los especímenes, 80219. Con costillas transversales que son coalescentes en la línea media, como en la arista, con una densidad de cinco a siete unidades en cinco milímetros, desde la región abertural a la apical respectivamente. La inclinación de las costillas es de unos 12°. Y su forma es arqueada, con un tipo de conexión curva angulosa. Ángulo intercostal de unos 150°, apenas apreciable. Tubérculos muy suaves, parece que tienen forma de paralelepípedo con una disposición transversal, en los que es

imposible discernir su densidad con seguridad. Se han contado diez unidades en cinco milímetros en las proximidades a las aristas, la única zona donde se han podido medir.

La abertura está formada por terminaciones aberturales triangulares largas, del 23,54 al 26,37 % de longitud del exoesqueleto, 7,30 y 12 milímetros de longitud en los especímenes 80219e y 80219j respectivamente. Los ápices los podemos encontrar de más (G 1478, 80387f) a menos agudos (80386c). Y también se ha podido observar el tabique apical en algunos ejemplares. Éste con una forma muy redondeada (80386d-f).

Discusión: Se ha agrupado a *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 con *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867) debido a que son especies que coinciden mayoritariamente en todos los caracteres que las definen. Así, coinciden en el tamaño y la relación longitud/anchura; en la sección transversal, a excepción de la forma triangular que tampoco se ve en todos los especímenes de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867); en el ángulo apical; en el surco angular; forma de la línea media surcada; en la existencia de costillas transversales coalescentes en la línea media y surco angular; en su forma; la densidad de las mismas; el ángulo intercostal; la existencia de tubérculos que no se llegan a unir y formar costillas longitudinales; y las terminaciones aberturales triangulares. Los únicos caracteres que no se han podido corroborar han sido el tipo de conexión de las costillas transversales y la inclinación que tienen estas últimas.

Ya en un primer momento Barrande (1867: 51-52) escribe que son especies análogas y que coinciden estratigráfica y geográficamente, y diferencia *Conularia anomala* Barrande, 1867 de *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 por la superficie lisa de la primera especie. Sin embargo, después de encontrar especímenes de *Conularia anomala* Barrande, 1867, con ornamentación típica del género de *Metaconularia* Foerste, 1928, que coinciden con la ornamentación descrita por Barrande (1867) y Bouček (1928), se puede afirmar que los ejemplares de ambas especies son coespecíficos.

Lo normal es encontrar estos especímenes como “*steinkern*”, es decir, como molde interno positivo, y esa es la razón por la que no se suelen conservar las costillas transversales, ni los tubérculos, y aparecen, normalmente, las caras lisas, sin ornamentación. Tan sólo se pueden observar las costillas transversales y tubérculos en un espécimen (80219) de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867) y en dos (80215b, 80215e) de *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 y no en toda la superficie del mismo. Las aristas aparecen muy afiladas y en cresta en estos moldes. Pero, hay ejemplares que tienen las aristas surcadas, incluso en un mismo espécimen (G 1478) se puede ver la arista, por una parte, afilada en cresta, y por otra, en surco. Parece, como si la cresta de esta arista fuese tan afilada, que al desprenderse dejase una arista surcada. Otra observación a tener en cuenta, es que la arista surcada o surco angular suele aparecer en individuos adultos, en los de mayor dimensión, y que además no sufren torsión a lo largo del eje axial de su exoesqueleto. Probablemente, la explicación a este hecho sea la facilidad para la erosión en los individuos de mayor tamaño.

Las terminaciones aberturales triangulares son alargadas, son bastante largas (80219j) y se suelen conservar en bastantes ejemplares, sobre todo de individuos jóvenes, ocupando aproximadamente el 25 % de su longitud.

Observaciones:

- Una observación que ya hizo Bouček en 1928 (p. 76) es que de los 1000 ejemplares que estudió de *Conularia anomala* Barrande, 1867 y 100 de *Conularia rugulosa* Barrande, 1867, sólo fueron moldes positivos, y en el caso de los ejemplares estudiados en el Museo Británico es lo mismo, todos son moldes positivos, y mayoritariamente se conservan en tres dimensiones. Seguramente, tiene que ver con la composición del exoesqueleto y la reacción con el sedimento, cuarcita, que favoreció su conservación como molde interno positivo ("steinkern").
- Hay varias teorías que explican la torsión helicoidal que existe en especímenes de esta especie. Por una parte, se ha pensado que eran ejemplares teratológicos (Barrande, 1867; Kiderlen, 1937); y, por otra, patológicos, en los que la pérdida de una de las caras era consecuencia del ataque de un depredador que provocó una herida casi letal que despojó al individuo de la mayor parte de su exoesqueleto (Babcock *et al.*, 1987a: p. 94).

Después del estudio de los 41 especímenes del NHM, y ver que esta torsión aparece tanto en individuos jóvenes como adultos, y que aparece en más del 17 % de los ejemplares, se podría llegar a pensar que fue una causa patológica, pero no debido al ataque de un depredador, sino más bien como víctimas de una enfermedad. También se puede pensar que hay dos formas distintas dentro de esta especie, que habría que corroborar con el estudio de más especímenes.

Por su parte Barrande (1867) considera que la curvatura aparece en los especímenes más grandes, pero se ha podido observar que también aparece en los más pequeños, como en uno de los tres ejemplares con la sigla G 1478.

***Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884)**

(Lámina 20: figuras 1-6; lámina 21: figuras 1-4)

* 1884 *Conularia aspersa* Lindström, p. 46, pl. 7, figs. 1-3, pl. 19, figs. 1.

1893 *Conularia aspersa* Lindström, 1884; Holm, p. 134, pl. 6: figs. 43-46.

1902 *Conularia bifasciata* Salter, 1873; Reed, p. 123.

v 1907 *Conularia aspersa* Lindström, 1884; Slater [cop. Lindström 1884], 19-20, pl. 1, figs. 5-9.

1928 *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884); Foerste, p. 107.

- v 1935 *Conularia manni* Roy, 147-154, figs. 30-32.
- 1939 *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884); Bouček, p. A121.
- 1940b *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884); Sinclair, p. 101.
- . 1940b *Metaconularia manni* (Roy, 1935); Sinclair, 113-114, pl.1: fig. 6.
- 1948a *Metaconularia manni* (Roy, 1935); Sinclair, p. 152.
- v 1956b *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884); Moore & Harrington [cop. Slater 1907], F60-F61, figs. 47.3a-47.3b.
- 1993 *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884); Jerre, p. 406: fig. 2, 419-420, 421: pl.4, figs. 2, 4-7.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia aspersa* Lindström, 1884 de la *Pterygotus* bed, del Wenlock (Silúrico). Procedente de la localidad Vattenfallet en Visby, Gotland (Suecia). Se localiza en la colección G.v. Schmalensee del Sveriges Geologiska Undersöknings. Descrito y figurado por Lindström (1884: p. 46, pl. 7, figs. 1-3), y figurado también por Slater (1907: pl. 1: figs. 8a, 9a-c).

Distribución estratigráfica: En el Silúrico. Aparece en las formaciones Lower Visby Beds del Llandovery Superior al Wenlock Inferior; Hemse Beds, Höglint Beds, *Pterygotus* bed, *Lecthyalus* shale y Upper Visby Beds del Wenlock; y, por último, en el Gorstiense (Ludlow inferior).

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes de Avalonia, Báltica y Laurencia. En Avalonia aparece en las localidades: Church Hill, en Leintwardine de Herefordshire (Inglaterra); Ludlow, en Shropshire (Inglaterra); y en Nantglyn, en Denbighshire (Gales). En Báltica se ha encontrado en las localidades siguientes: Ireviken (Gotland); Luskint (Gotland); Öjle Myr, en Visby (Gotland); y Vattenfallet en Visby (Gotland). Y en Laurencia en Blue Island (Illinois).

Ejemplares estudiados:

Hay 19 ejemplares de este taxón. Todos provienen del Ludlow inferior (Gorstiense). Y, las localidades donde han aparecido son: Church Hill, en Leintwardine, Herefordshire (Inglaterra); y Nantglyn, en Denbighshire (Gales).

Las siglas de estos ejemplares son: 38342 (con esta sigla hay dos ejemplares), G 4603 (espécimen figurado por Slater, 1907: pl. 1: fig. 6a-b), G 4604 (espécimen figurado por Slater, 1907: pl. 1: fig. 7), G 5373 (espécimen figurado por Slater, 1907: pl. 1: fig. 5), G 12238, G 12243 (con molde positivo y negativo), G 12576, G 12577 (dos ejemplares en la misma roca), G 12578 (dos ejemplares en la misma roca), G 12579, GG 21815, PG 4436, PG 4437 (con molde positivo y negativo), PG 4438-PG 4440.

Estos ejemplares provienen de, al menos, cinco fuentes diferentes, y se incorporaron al NHM entre 1885 y 1947. G 4603-G 4604 donados por J. E. Lee en 1885; G 12576-G 12579 proceden de la *G. H. Morton Collection* y se incorporaron en 1900; G 12243 de la *Dr. F. A. Bather Collection* se agregó en 1901; G 12238 donado por F. H. Butler en 1911; PG 4436-PG 4440 de la *Ludlow Museum Collection* y se unieron al resto en 1939 y 1947.

Algunos de estos ejemplares provienen de dos colecciones que se incorporaron al NHM entre 1920 y 1939, la *Mrs. Robert Gray Collection* (63 ejemplares: G 46672-G 46687, G 46688-G 46692, G 46716-G 46722, G 46740-G 46748, G 46792-G 46809, G 46824-G 46828 y PG 5113) y *Ludlow Museum Collection* (cinco ejemplares: PG 4436-PG 4440) respectivamente. Luego están los especímenes con la sigla 38342 que fueron legados por Mr. Martson, sin año registrado; y del resto no se tiene información.

Diagnosis: Ángulo apical oscila entre 20° y 30°. Crestas septales pares, se pueden marcar externamente mediante dos crestas en líneas secundarias, bordeando línea media. Estas líneas secundarias pueden tener un color más oscuro, casi negro. Tubérculos semiesféricos con disposición fundamentalmente transversal. Abertura con cierre triangular, con forma característica piramidal. Terminaciones aberturales son muy largas, las mayores entre los conuláridos.

Diagnosis diferencial: Especies que se le relacionan en esta colección son: *Metaconularia punctata* (Slater, 1907) y *Metaconularia solitaria* (Barrande, 1867). Difiere de la primera en un ángulo apical mayor y mayor densidad de las costillas transversales; y de la segunda en un ángulo apical menor y mayor densidad de las costillas transversales, del orden de nueve veces más.

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 19): “*Shell large, very thin; tapering uniformly. Cross-section probably square. Faces equal, flat; apical angle about 20°. Marginal grooves shallow, inconspicuous; central facial groove faint and inconstant, flanked by a pair of fine internal ribs, converging from 3 mm. to less than .25 mm. at the apex, marked on the exterior by fine black lines. Aperture nearly closed by four triangular lobes, forming an elevated cone; apex sharply pointed; apical septa unknown. Ornamentation inconspicuous; ridges fine, closely packed (40-100 in 5 mm.); arched gently across each face, meeting at a wide angle and without break in the marginal grooves and undisturbed by the central ribs; studded with small round tubercles. Furrows smooth. Growth-lines follow the course of the ridges*” (Concha grande, muy delgada; disminuyendo uniformemente. Sección transversal probablemente cuadrada. Caras iguales, planas; ángulo apical de unos 20°. Surcos angulares someros, inconspicuos; surco facial central débil e inconstante, flanqueado por un par de finas costillas internas, convergiendo desde 3 mm a menos de 0,25 mm en el ápice, marcadas en el exterior por finas líneas negras. Abertura casi cerrada por cuatro lóbulos triangulares, formando un cono elevado; ápice muy puntiagudo; septos apicales desconocidos. Ornamentación inconspicua; finas crestas, muy juntas (40-100 en 5 mm); ligeramente arqueadas atravesando cada cara, volviéndose a encontrar en un gran ángulo y sin romper en los surcos marginales y sin fraccionar por las costillas centrales; adornadas con pequeños tubérculos redondeados. Surcos lisos. Las líneas de crecimiento siguen el curso de las crestas).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueleto recto, de forma piramidal aguda. Hay dos especímenes en la colección que están totalmente completos (G 5373 y PG 4438). Suelen conservarse como moldes positivos. Su longitud debió oscilar entre 38,75 y 100 milímetros, y el ancho entre 6,1 y 29,44 milímetros. En el caso del espécimen G 5373, figurado por Slater (1907: pl. 1: fig. 5), se observa una fuerte corrugación, pudiendo haber afectado a su longitud original. La

relación longitud/anchura, si tenemos en cuenta las reconstrucciones, varía de 2,07 a 3,17, y acorde a los ejemplares completos es de 2,07 en el G 5373 y 2,33 en el PG 4438. La sección transversal no se puede saber con exactitud, al no encontrarse ninguno de los ejemplares en tres dimensiones, pero parece que tuvo que ser cuadrangular (G 5373). El ángulo apical oscila entre los 17° y 33,5°. Surco angular poco profundo, con flancos romos. Las caras parecen planas, y ligeramente convexas en la parte abertural. Hay que tener en cuenta que los especímenes están aplastados, y probablemente tuvieron caras algo convexas. La línea media se suele reflejar por una ligera cresta, que se debe al aplastamiento del ejemplar, manifestándose el septo externamente. Esta cresta puede estar marcada discontinuamente. Puede, incluso, que la línea media se manifieste por un ligero surco en los casos que la cresta haya desaparecido, lo que ocurre intermitentemente. El ancho de la cresta es de 0,11 a 0,25 milímetros. En el espécimen G 12243 no está apenas marcada. Líneas secundarias que normalmente destacan por su relieve en cresta. En el último ejemplar citado, destacan únicamente por su color negruzco, sin casi relieve. El ancho de estas líneas secundarias oscila entre 0,19 y 0,23 milímetros, y se sitúan de 0,5 a un milímetro de la línea media. No se observan líneas accesorias.

En algunos de los ejemplares se observan corrugaciones de disposición irregular a lo largo de todo el exoesqueleto, que no afectan a las costillas transversales. Dichas corrugaciones nos indican la flexibilidad del mismo. Entre los elementos de la ornamentación destacan las costillas transversales y los tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes en la línea media y en el surco angular. Tienen una densidad, dependiendo de los ejemplares, de 55 a 95 unidades en cinco milímetros y parece incrementarse esta densidad, dentro de un mismo espécimen, hacia la abertura. La inclinación de las costillas transversales varía de 3° a 12°, con mayor ángulo en las caras más deformadas. Lo normal es que la inclinación se aproxime a los 3°. La forma de las costillas es semirrectilínea, con una conexión del tipo curva flexionada. El ángulo intercostal varía de 146° a 156°. Tubérculos con una forma semiesférica. Suelen tener una disposición transversal, aunque, también, pueden tener una distribución idéntica tanto transversal como longitudinalmente. Están en una densidad de 75 a 97 unidades en cinco milímetros.

Las crestas septales se pueden marcar externamente en la cara del exoesqueleto, mediante las crestas que forman las líneas secundarias que bordean la línea media de la cara. La abertura está formada por terminaciones aberturales triangulares. Estas terminaciones aberturales tienen una forma triangular alargada que al cerrarse parecen perfilar otra pirámide yuxtapuesta y opuesta al resto del exoesqueleto. Las terminaciones miden de 14,88 a 18,33 milímetros de longitud (G 5373 y PG 4438 respectivamente), con el mismo ancho de la cara, es decir tienen una longitud que oscila entre el 38,40 y 44,16 % de la longitud del exoesqueleto. No se ha observado tabique apical en ninguno de los ejemplares, ni tampoco se tiene información del mismo en las referencias bibliográficas. Ápice puntiagudo.

Discusión: Si tenemos en cuenta la descripción de Slater (1907), la longitud de los ejemplares debería de ser mayor de 120 milímetros, pero difiere de la longitud del holotipo (Lindström, 1884: p. 46, pl. 7, figs. 1-3) que es de 50 milímetros y de los especímenes figurados por la misma autora, como el G 5373 con 38,75 milímetros y el G 4603 que debió de alcanzar los 93,33 milímetros. Otra diferencia que se puede observar, es que Slater (1907) describe a estos

ejemplares con línea media marcada por un ligero surco. Y, habiendo estudiado los especímenes en los que se basó para la descripción de la especie, no se puede comprender esta afirmación, ya que suele diferenciarse fundamentalmente por una ligera cresta, más suave que la de las líneas secundarias.

Por otra parte, Slater (1907) considera a las corrugaciones líneas de crecimiento, pero si lo fuesen, el exoesqueleto estaría afectado por constricciones, cosa que no ocurre en los ejemplares estudiados. Probablemente se deba a la flexibilidad y delgadez del exoesqueleto, que también se manifiestan con las líneas secundarias en cresta. Una reflexión a tener en cuenta es la que hace Slater (1907: p. 6) sobre la coloración de estas líneas, como posible posición de alguna estructura anatómica.

Los ejemplares de *Metaconularia aspersa* G 5373 y G 4603 figurados por Slater (1907) fueron etiquetados como holotipo y paratipo de *Metaconularia slateri* (Reed, 1933) por Brood (1976) (publicación no encontrada). Si estudiamos detenidamente estos ejemplares, se puede encontrar una diferencia substancial entre estas dos especies: las líneas secundarias en cresta acusada que caracterizan al taxón que nos ocupa, y que no se marcan en la otra especie; además *Metaconularia aspersa* presenta una menor relación longitud/anchura, una falta de costillas longitudinales y una mayor densidad de tubérculos.

Se ha buscado en diferentes bibliotecas y no se ha encontrado ninguna referencia bibliográfica del autor citado en 1976, y en las publicaciones a las que se ha tenido acceso, no se hace alusión al etiquetado encontrado en los ejemplares.

Observaciones:

- La denominación de *Conularia bifasciata* Salter, 1873 es un *nomen nudum* y no tiene validez, al no haber establecido el autor ninguna descripción ni figura del ejemplar (Art. 12, ICZN). El nombre válido sería *Conularia bifasciata* Reed, 1902 (p. 123), que es quien describió la especie con este nombre, la figuró y le dio validez. Este nombre es, por tanto, posterior a la descripción de *Conularia aspersa* Lindström, 1884, y se considera sinónimo más joven de esta última especie, desde el estudio de Slater (1907).
- En 1993, Jerre escribe que, después de estudiar más de un centenar de fragmentos exoesqueléticos pertenecientes a esta especie, de las Lower Visby Beds de Gotland, el holotipo y media docena de fragmentos más de las Hemse Beds y Högklint Beds de Gotland, se observa un elevado grado de variación morfológica, que podría derivar en dos o más especies de los ejemplares ahora agrupados como *Metaconularia aspersa*.

Esta variación se debe a la variación del ángulo apical, entre 20° y 30°, y la forma del exoesqueleto que oscila de más a menos afilada.

- La autora ha tenido la oportunidad de estudiar especímenes de *Metaconularia manni* (Roy, 1935) de la capa Lection Shale, del Wenlock de Blue Island, NE de Illinois, conservados en el *Geological Survey* (Champaign, Illinois) que habían sido tomados en préstamo por el Dr. Heyo Van Iken del Hanover College (Indiana, EE.UU.). Dichos ejemplares no tienen sigla, pero se adjunta fotografía con un par de ejemplares (figura 53), en la que se puede comprobar que

es la misma especie: idéntica ornamentación, tamaño y ángulo apical (también ver lámina 21: figuras 3-4). Por tanto, ateniéndose al Principio de Prioridad del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, *Metaconularia manni* (Roy, 1935) es sinónimo posterior de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884).

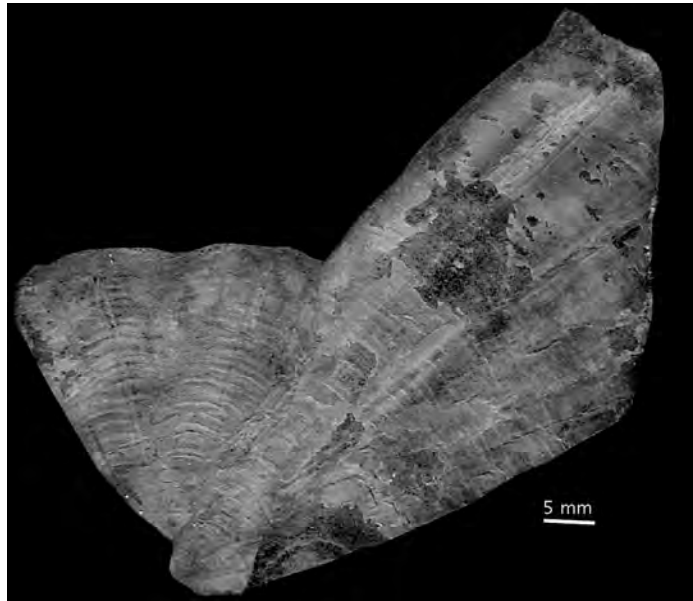


Figura 53. Ejemplares de *Metaconularia manni* (Roy, 1935) del Wenlock de Blue Island (Illinois) (sin siglar del *Geological Survey* de Illinois) –cortesía del Dr. Heyo Van Iten, Hanover College, Indiana–

- También tuve la oportunidad de estudiar un ejemplar, que lo denominé *Metaconularia* cf. *aspersa* (Lindström, 1884), recogido en una cantera de dolomía en la que se pueden observar restos de partes blandas (*Fossil Konservat-Lagerstätte* de la Maquoketa Formation, Elgin Member (Ordovícico Superior), en Iowa, EE.UU., cortesía del Dr. Heyo Van Iten –Hanover College, Indiana–) (lámina 21: figura 5). Coincide con la especie nominal en forma, tamaño y ángulo apical, aunque no es posible una asignación específica más precisa de este ejemplar porque no se conserva suficiente detalle de la ornamentación; únicamente se observan las líneas secundarias presentes en la especie.

***Metaconularia punctata* (Slater, 1907)**

(Lámina 22: figuras 1-4)

v* 1907 *Conularia punctata* Slater, 20-21, pl. 1: figs. 10-12.

Serie tipo:

De la colección de Slater (1907) hay cuatro sintipos de la que elegimos un lectotipo (Slater, 1907: 20-21, pl. 1: fig. 12), y el otro pasa, por tanto, a ser paralectotipo.

Lectotipo: *Metaconularia punctata* (Slater, 1907) de edad Aeroniense (Llandovery medio), de la localidad de Wooland Point, en Girvan, Ayrshire (Escocia). Se localiza en el NHM, con la sigla G 46879 (lámina 22: figs. 1-2). Descrito y figurado por Slater (1907: 20-21, pl. 1: fig. 12).

3 paralectotipos: *Metaconularia punctata* (Slater, 1907) del Llandovery inferior y medio, en las localidades de Penkill y Wooland Point, en Girvan, Ayrshire (Escocia). Se localizan en ewl NHM, con las siglas G 46880-G 46882 (G 46881, lámina 22: figs. 3-4). Descritos y algunos figurados por Slater (1907: 20-21, pl. 1: figs. 10-11).

Distribución estratigráfica: Silúrico. Aparece en el Penkill Group y Saugh Hill Group, edades Rhuddaniense y Aeroniense respectivamente. Ambos en el Llandovery.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente de Laurencia, en las localidades de Penkill y Wooland Point, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Los cuatro ejemplares que hay de esta especie son los sintipos que figuran en la publicación de Slater (1907). Aparecen en el Rhuddaniense y el Aeroniense (Llandovery inferior y medio, Silúrico), en las localidades de Penkill y Wooland Point, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Tienen las siglas G 46879-G 46882, los tres primeros figurados por Slater (1907: pl. 1: fig. 10-12). Se incorporaron al Museo Británico en 1920, procedentes de la *Mrs. Robert Gray Collection*.

Diagnosis: Ángulo apical entre 12º y 18º. Surco angular somero y ancho. Líneas secundarias marcadas por una cresta o por cambio en la coloración del exoesqueleto. Tubérculos se pueden alinear en costillas transversales y longitudinales. Densidad de costillas transversales de 40 a 60 unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Se diferencia de todas las demás especies que figuran en el Museo Británico. Con la única que podría ser relacionada es con *Metaconularia solitaria* (Barrande, 1867), pero se diferencia fundamentalmente por su menor ángulo apical, entre 8º y 10º menos y mayor densidad de las costillas transversales, de 30 y 50 unidades más en cinco milímetros.

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 20): “*Shell of medium size, moderately thick, tapering uniformly. Cross-section oblong, with the shorter diameter four-fifths of the longer. Faces equal in pairs, flat; apical angles about 14° and 10° respectively (?). Marginal grooves wide and shallow; centre of the face marked by a pair of internal ribs converging towards the apex. Aperture, apex, and apical septa unknown. Ornamentation inconspicuous; ridges fine, closely packed (40 in 5 mm. in adult shell), arched across the face, and undisturbed by the central ribs; studded with small tubercles which tend to blend with those above and below, giving rise to vertical as well as transverse striation. Furrows very narrow*” (Concha de tamaño medio, moderadamente gruesa, disminuyendo uniformemente. Sección transversal oblonga, con el diámetro más corto cuatro quintos del más largo. Caras iguales a pares, planas; ángulos apicales de unos 14° y 10° respectivamente (?). Surcos marginales anchos y someros; centro de la cara marcado por un par de costillas internas convergiendo hacia el ápice. Abertura, ápice, y septos apicales desconocidos. Ornamentación inconspicua; crestas finas, muy juntas (40 en 5 mm. en concha adulta), arqueadas a través de la cara, y sin desviarse por las costillas centrales; ornamentadas con pequeños tubérculos los cuales tienden a mezclarse con aquéllas arriba y abajo, dando estriación vertical como horizontal. Surcos muy estrechos).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera o birradial y exoesqueleto recto, de forma piramidal no aguda. Estos especímenes están muy mal conservados y ninguno está completo. El más grande mide 50 milímetros de longitud y 32 milímetros de ancho, y el más pequeño de 17 milímetros de longitud y 10,20 milímetros de ancho. El ejemplar que ha sido más factible reconstruir (G 46881), el más pequeño, tuvo que medir al menos 35 milímetros de longitud y 11,80 milímetros de ancho, con lo que nos da una relación longitud/anchura de 2,96. La sección transversal original parece ser rectangular. El ángulo apical varía, acorde a las reconstrucciones, entre los 12° (G 46880) y 18° (G 46881). Surco angular ancho y somero, de flancos romos. Caras ligeramente convexas. La línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales. Con líneas secundarias que se pueden marcar por el cambio de coloración, negruzca, o por una ligera cresta, que tienen un ancho medio de 0,11 milímetros. No se observan líneas accesorias.

Al igual que la anterior especie descrita, *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884), tiene corrugaciones a lo largo de todo el exoesqueleto que no afectan al curso de las costillas transversales. En este caso no parece que estas corrugaciones tengan una disposición irregular, sino todo lo contrario, pero no se puede afirmar debido al estado de conservación de los especímenes.

La ornamentación está formada por costillas transversales, longitudinales y tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes, tanto en la línea media como en el surco angular. Están en una densidad de 40 a 60 unidades en cinco milímetros en las regiones del exoesqueleto donde se han podido medir. La mayor densidad corresponde al espécimen más pequeño, y la menor al más grande, el adulto. La inclinación de las mismas es de unos 8°. Tienen una forma arqueada con una conexión del tipo curva flexionada. El ángulo intercostal fluctúa de 140° a 156°. Las costillas longitudinales están formadas por la concatenación de los tubérculos en el sentido longitudinal y tienen una densidad variable entre 50 y 100 unidades en cinco milímetros. Los tubérculos tienen

una forma semiesférica y su densidad coincide con la de las costillas transversales, oscilando de 50 a 100 unidades en cinco milímetros dependiendo de si se trata de individuos adultos o jóvenes respectivamente. Surcos intercostales lisos, de menor ancho que las costillas transversales.

Las crestas septales, que son las que se corresponden con las líneas secundarias en el interior del exoesqueleto, se pueden marcar externamente por medio de crestas que bordean a la línea media.

No se ha observado abertura, ni tabique apical, ni ápice. Tampoco hay referencias bibliográficas en las que se describan estas estructuras.

Discusión: A pesar de que Slater (1907) describió la forma de las caras como planas, no se ha observado en los tres especímenes que figuran en la colección. El cuarto ejemplar (G 46880) que figura en la colección, lo hace en molde de yeso, y parece ser el más aplastado y deformado, en el que no se puede observar la ornamentación más fina, como los tubérculos, pero en éste sí que parecen las caras planas, no obstante parece ser el espécimen más deformado.

En lo que respecta al ángulo apical Slater cita (1907) que va de 10° a 14° con una interrogación, seguramente por el estado de conservación de los especímenes, ya que la medida en algunos especímenes es meramente aproximativa. De hecho cuando se han medido los ángulos apicales, el menor ha sido de 12° y hay un ejemplar en el que se ha llegado a medir 18° (G 46881). Acorde a la etiqueta que tiene anexa es uno de los sintipos de Slater (1907), pero en cualquier caso, este resto de exoesqueleto que no está completo parece superar los 14° y llegar hasta los 18° reconstruyendo uno de los márgenes faciales que tiene incompleto.

Observaciones:

- Los especímenes G 21334-G 21335, del del Ordovícico Inferior de Aberdon (Gales), se han determinado como *Metaconularia* cf. *punctata* (Slater, 1907). Estos ejemplares tienen las características diagnósticas del género *Metaconularia* Foerste, 1928, pero se duda la pertenencia a la especie *punctata* debido a la conservación de los mismos. Difieren en la relación longitud/anchura, siendo menor, del orden de 1,67 en vez de 2,96; y ángulo apical ligeramente mayor, 20°, en lugar de 18°. El mayor problema, es que no se pueden observar las costillas transversales. Uno de estos ejemplares (G 21335, lámina 22: figs. 5-6), del que se conserva molde positivo y negativo, tiene el tabique apical casi completo, con unos cuatro milímetros de longitud. Es un tabique redondeado y liso.
- Es curioso leer cómo en la monografía de Slater (1907: p. 5) cita que esta especie tiene sección transversal rectangular, para posteriormente describirla con sección oblonga (Slater, 1907: p. 20), sin especificar si es rectangular, y termina por figurar uno de los especímenes formando casi una sección transversal cuadrada perfecta (Slater, 1907: pl. 1: fig. 10b).
- Según Bouček (1928) la ornamentación de esta especie tiene una disposición reticulada, pero realmente es una ornamentación tuberculada ya que las costillas transversales tienen el mismo relieve que las longitudinales, apareciendo los tubérculos en relieve en la capa externa del exoesqueleto, a diferencia de las especies del género *Reticulaconularia* Babcock &

Feldmann, 1986, en el que la retícula se marca externamente en la superficie del exoesqueleto.

***Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832)**

(Lámina 23: figuras 1-7)

1825 Sin denominar Deslongchamps, pl. 20: figs. 6a-c, 7a-b.

* 1832 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus; La Beche, p. 535.

1832 *Conularia undulata* Deslongchamps, pl. 20 : fig. 6-7.

1847 *Conularia curvata* Sandberger, p. 23, pl. 1 : fig. 14.

1850 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; d'Orbigny, p. 40.

1857 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Roemer, p. 437, pl. 1 : fig. 12a-b.

1867 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Barrande, p. 50, pl. 2 : figs. 1-6.

1877 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Tromelin, 29-30.

1886 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Lapparent, pl. 3 : fig. 9.

1925 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Lamouche, p. 13, pl. 4 : figs. 3.1a-b.

1980 *Exoconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); Fischer, p. 19, pl. 2: fig. 1.

1907a *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Bigot, p. 874.

1907b *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Bigot, pl. 10: fig : 7.

1928 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832 ; Bouček, 79-80, pl. 4, figs. 11-12.

1935 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832 ; Kowalski, pl. figs. 3-6.

1937 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Kiderlen, p. 119: fig. 2; p. 120: fig. 3.

1953 *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832; Termier & Termier, p. 1006, fig. 1.

1956a *Exoconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); Moore & Harrington [cop. Kiderlen 1937], fig. 24.1.

1956b *Exoconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); Moore & Harrington, p. F62.

p. 1998 *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); Pillet & Beaulieu, 35-36, figs. 1-5.

Serie tipo:

Neotipo: *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832), del Grès de May, edad Sandbiense (Ordovícico Superior); en la localidad de May, Calvados, en Normandía (Francia). Se encuentra en el NHM con la sigla C 3408d (lámina 23: figs. 1-2).

Holotipo: *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832, del Grès de May, edad Sandbiense (Ordovícico Superior); en la localidad de May, Calvados, en Normandía (Francia). No se sabe dónde está localizado el espécimen, es por lo que se ha asignado un neotipo.

Distribución estratigráfica: Ordovícico Medio – Ordovícico Superior. Aparece en el horizonte de arcosas de la Dobrotivá Formation a la Bohdalec Formation (Ordovícico Medio al Superior); y en el Grès de May y las formaciones Letná y Libeň (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana en: May y Jurques, en Calvados (Normandía); Ille-et-Vilaine (Normandía); Saint-Germain (Normandía); Mt. Ded (= Mt. Drabov) (Bohemia); y Cengelkoy (Anatolia). Y en Avalonia en Budleigh Salterton, Devonshire (Inglaterra).

Ejemplares estudiados:

Hay 13 ejemplares de esta especie. Aparecen en el Grès de May, edad Sandbiense (Ordovícico Superior); en la localidad de May, Calvados, en Normandía (Francia); y en capas de cantos rodados en Budleigh Salterton del Triásico Inferior (procedentes de la Arenisca de May reelaborada, es la capa Budleigh Salterton Pebble Beds (BSPB)), Devonshire (Inglaterra).

Uno de los especímenes está sin siglar, y el resto con las siglas: C 3406-C 3407, C 3408a-d, C 3409a-b, G 15288, G 15294 y PG 4465-PG 4466.

Uno de los ejemplares, el que no tiene sigla, adquirido del *Muséum national d'Histoire naturelle* de París, sin fecha registrada; en 1857 fueron adquiridos el C 3406 de la *T. Tesson Collection* y el C 3407 de S. P. Pratt; en 1869 se unieron C 3408a-d de la *Dr. Ogier Ward Collection*; posteriormente, en 1903, el G 15288 y G 15294 de la *W. Vicary Collection*; y finalmente, en 1911 se adquirieron PG 4465 y PG 4466 de la *Geological Society* de Londres. Y los otros dos especímenes, C 3409a-b, no se tiene registro.

Diagnosis: Ejemplares de gran tamaño, mayores de 200 milímetros de longitud. Relación longitud/anchura aproximada de tres. Ángulo apical entre 8° y 12°. Surco angular estrecho y somero. Línea media surcada. Con corrugaciones transversales a lo largo de todo el exoesqueleto.

Diagnosis diferencial: La especie con la que se le podría relacionar dentro de la colección es con *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867) de la que difiere por un ángulo apical menor, del orden de la mitad; mayor dimensión; mayor densidad de costillas transversales, del doble al triple; y mayor densidad de los tubérculos, en los especímenes en los que se ha podido medir, seis veces más.

Diagnosis sensu Tromelin (1877: p. 30): “...la pyramide se terminer tantôt par une pointe plus ou moins émoussée, tantôt être tronquée brusquement, sans doute par suite de la parte du dépôt organique. La section transverse est tantôt octogonale, tantôt subrectangulaire, le rapport de la grande à la petite face état: 5:4, sans que cette proportion soit absolument fixe. Divers échantillons sont plus ou moins aplatis par l’effet de la compression. Nous avons des spécimens dont l’ouverture est très-resserrée par suite de l’inflexion brusque des angles dièdres vers le dedans de la coquille” (...la pirámide que termina en un ápice más o menos romo, está truncada bruscamente, probablemente debido a una pérdida de depósito orgánico. La sección transversal es tan pronto octogonal, como subrectangular, la relación de la cara grande a la pequeña es: 5:4, sin que esta proporción sea absolutamente fija. Diversas muestras están más o menos aplastadas por el efecto de la compresión. Tenemos ejemplares cuya abertura está muy contraída por la siguiente inflexión brusca de los ángulos diedros hacia el interior de la concha).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueleto recto, de forma piramidal aguda. Ejemplares de gran dimensión. Incompletos alcanzan 230 milímetros de longitud y 50 milímetros de ancho. Probablemente pudieron medir hasta 300 milímetros de longitud. La relación longitud/anchura oscila alrededor de tres (3,01 en el espécimen neotipo C 3408d). La sección transversal oscila entre cuadrada y romboidal. Ángulo apical entre 8° y 12° en los especímenes no deformados. En el caso del ejemplar C 3409b alcanza los 19°, esto se debe a su deformación y aplastamiento. Surco angular estrecho y somero, con un ancho medio de un milímetro. Con flancos romos. Caras ligeramente convexas. Línea media surcada, con un ancho próximo a un milímetro. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Con corrugaciones transversales a lo largo de todo el exoesqueleto, con una disposición fundamentalmente regular, en una densidad de tres a cuatro unidades en cinco milímetros. Se han podido observar costillas transversales que están en una densidad de unas 15 unidades en cinco milímetros, que parecen ser coalescentes tanto en la línea media, como en el surco angular. Desafortunadamente, no se ha podido llegar a ver otros tipos de ornamentación.

Se han observado restos de las terminaciones aberturales, que nos indican que fueron triangulares y muy alargadas, formando otra pirámide yuxtapuesta y opuesta al resto del exoesqueleto (C 3408d), con el 41,37 % de la longitud del exoesqueleto. El tabique apical se ha podido ver aislado en uno de los especímenes (G 15288) con una longitud de más de 40 milímetros de longitud. Dicha medida, nos indica un individuo de al menos 400 milímetros de longitud. El tabique es muy redondeado, de forma esférica y superficie muy lisa. El ápice romo (C 3408d, C 3409b, PG 4465).

Discusión: En la literatura se pueden encontrar descripciones de las líneas secundarias (Kiderlen, 1937: p. 125), como suelen verse en el resto de las especies pertenecientes a *Metaconularia* Foerste, 1928; las costillas transversales, con una densidad de 16 a 18 unidades en cinco milímetros; y tubérculos, con una densidad de 60 unidades en cinco milímetros, que pueden formar a su vez costillas longitudinales. Sin embargo, en los ejemplares que nos ocupan, no se ha podido observar, fundamentalmente, por conservarse todos los especímenes como “*steinkern*”, en molde interno positivo en tres dimensiones, y los fragmentos en los que se han observado las

costillas transversales son apenas visibles, siendo el grano de la arenisca más grueso que las propias costillas transversales.

Observaciones:

- Dentro de la colección del Museo Británico hay dos especímenes (G 15288 y G 15294), que provienen de las *Pebble Beds* del Triásico de Budleigh Salterton, en la costa S de Devonshire. Y no hay lugar a dudas que pertenecen al taxón que nos ocupa, indudablemente cantos rodados provenientes de horizontes ordovícicos.
- Dentro de la lista de sinonimias está *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832) *in* Pillet & Beaulieu, 1998, la cual se ha considerado en parte, precediéndola con una “p.” (*pro partim*) según la terminología de Matthews (1973), debido a que estos autores agruparon bajo la misma especie a *Conularia consobrina* Barrande, 1867, *Conularia pyramidata* Hoeninghaus, 1832 y *Conularia rugulosa* Barrande, 1867, y debido a que no se han estudiado especímenes de *Conularia consobrina* Barrande, 1867, no se puede afirmar que sea coespecífica, y en lo que respecta a *Conularia rugulosa* Barrande, 1867, sí que se ha observado que sea coespecífica de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867), pero en los ejemplares de *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832), ya que no conservan los suficientes elementos de la ornamentación para corroborar que sea también coespecífica de *Conularia rugulosa* Barrande, 1867.
- Todos los especímenes de la colección estudiada son moldes positivos, que se conservan en tres dimensiones.

***Metaconularia slateri* (Reed, 1933)**

(Lámina 24: figuras 1-8)

v 1907 *Conularia* cf. *aspera* Lindström, 1884; Slater, pl. 1: figs. 13a-b.

* 1933 *Conularia slateri* Reed, p. 355, pl. 19: figs. 2, 2a-c.

1937 *Conularia slateri* Reed, 1933; Kiderlen [cop. Reed 1933], p. 130: fig. 13.

1944 *Archaeoconularia slateri* (Reed, 1933); Sinclair [cop. Reed 1933], p. 90, pl. 1: fig. 5.

1956a *Archaeoconularia slateri* (Reed, 1933); Moore & Harrington [cop. Reed 1933], p. F34: figs. 24.3a-b, p. F. 61.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia slateri* Reed, 1933, de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, del Katiense (Ordovícico Superior). Procedente de la localidad de Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia). Probablemente se localice en el *Hunterian Museum & Art Gallery* (University of Glasgow, Reino Unido). Figurado por Reed (1933: pl. 19: fig. 2c). Actualmente el conservador, el Dr. Neil Clark, no ha podido contestar si está el holotipo en el Museo y en su página Web no figura (<http://www.huntsearch.gla.ac.uk/>).

Distribución estratigráfica: De la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, Katiense (Ordovícico Superior).

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Laurencia, en Thraive Glen, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 83 ejemplares de este taxón, de la Starfish Bed (Ardmillan series, Upper Drummuck Group), Bala superior, Katiense (Ordovícico Superior).

La localidad donde han aparecido es: Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Un espécimen sin siglar (y sin localidad) (molde positivo y negativo) y el resto con las siguientes siglas: 250038 (molde positivo y negativo), G 44672-G 44680, G 46672-G 46692, G 46716-G 46722, G 46740-G 46749, G 46792-G 46811, G 46824, G 46825 (molde positivo y negativo), G 46826-G 46835, PG 4251 (molde positivo y negativo) y PG 5113. Algunos de estos ejemplares provienen de una colección emblemática que se incorporó al NHM mayoritariamente en 1920, posteriormente con menos ejemplares en 1937, la *Mrs. Robert Gray Collection*, con 63 ejemplares (G 46672-G 46692, G 46716-G 46722, G 46740-G 46749, G 46792-G 46811, G 46824-G 46828, PG 4251 y PG 5113). Y el espécimen 250038 fue recogido por S. Morris y R. Jefferies en una excavación al sur de Thraive Farm, en Thraive Glen, Girvan (Escocia), en 1979.

Diagnosis: Ángulo apical de unos 20°. Surco angular profundo y ancho, flancos en cresta. Línea media con suave cresta atravesada por ornamentación. Con costillas transversales y longitudinales, éstas formadas por tubérculos alineados en sentido longitudinal principalmente. Costillas transversales atraviesan línea media y surco angular, siendo coalescentes.

Diagnosis diferencial: Teniendo en cuenta el apartado anterior podemos comparar esta especie con *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) y con *Conularia punctata* Slater, 1907.

Ambas especies con una ornamentación basada fundamentalmente en diminutos tubérculos semiesféricos que se sitúan preferentemente en las costillas transversales, y con las líneas medias y secundarias en cresta, diferenciándose de *Metaconularia slateri* (Reed, 1933) al tener los tubérculos unidos en filas longitudinales, predominando respecto a las transversales, además de ser la última especie citada de mayores dimensiones y su relación longitud/anchura menor.

Diagnosis sensu Reed (1933: p. 355): “*Shell large, pyramidal, straight, rectangular, with only the opposite faces of equal size, the dorsal and ventral faces being wider than the lateral; angles of*

shell slightly prominent; faces flattened or very slightly convex, with a narrow low median longitudinal ridge forming the segmental line and corresponding to a low internal ridge or septum. Apical angle 20°-25°. Apertural end truncated at right-angles to axis, with rounded edges at junction with faces, and completely closed by two pairs of flat triangular lobes nearly or quite meeting in the centre, the opposite lobes of equal size and shape, the lateral ones being equilateral triangles, and all bisected by continuations of the segmental lines of the faces. Surface of faces ornamented by very numerous closely-set fine transverse lines, about 35-40 in 5 mm., bearing minute subquadrate or rounded nodules, which are also arranged in longitudinal series so as to produce a fine longitudinal striation and cancellation of the surface; on the apertural lobes some of the transverse lines are thicker and coarser than the rest, and the nodulation and longitudinal striation are not apparent; all the transverse lines on the faces and lobes cross the segmental line without interruption or angulation" (Concha grande, piramidal, recta, rectangular, con sólo las caras opuestas de igual tamaño, las caras dorsal y ventral son más anchas que las laterales; aristas de la concha ligeramente prominentes; caras planas o ligeramente convexas, con una cresta longitudinal estrecha y baja, formando la línea segmental y correspondiendo a una cresta interna baja o septo. Ángulo apical 20°-25°. Terminación abertural truncada en ángulos rectos al eje, con márgenes redondeados en la unión con las caras, y completamente cerrada por dos pares de lóbulos triangulares planos que se unen o casi lo hacen en el centro, los lóbulos opuestos de igual tamaño y forma, los laterales son triángulos equiláteros, y todos bisecados por prolongaciones de las líneas segmentales de las caras. Superficie de las caras ornamentadas por numerosas finas líneas transversales, unas 35-40 en 5 mm., que portan diminutos nódulos redondeados o semicuadrados, los cuales también se disponen en series longitudinales para dar un fina estriación longitudinal y transversal de la superficie; algunas de las líneas transversales están en mayor densidad y son más gruesas en las terminaciones aberturales que el resto, y no son evidentes los nódulos y la estriación longitudinal; la línea segmental es atravesada sin interrupción por todas las líneas transversales en caras y lóbulos).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Exoesqueleto recto, de forma piramidal aguda. Tienen una longitud que oscila alrededor de los 100 milímetros y el ancho de unos 30 milímetros. El ejemplar de mayor tamaño mide 136,36 milímetros de longitud y 30,96 milímetros de ancho; y el de menor tamaño 35,85 milímetros de longitud y 8,04 milímetros de ancho (PG 4251 y sin sigla respectivamente) dentro de los mejores conservados, ya que hay fragmentos donde no se ha podido ni hacer la reconstrucción. La relación longitud/anchura varía de 2,81 a 4,53, dominando las proporciones próximas a cuatro. La sección transversal no se puede saber con exactitud, al no encontrarse ninguno de los ejemplares sin aplastar y en tres dimensiones, pero parece que tuvo que ser cuadrada. El mejor ejemplo lo tenemos en el espécimen siglado PG 4251. El ángulo apical oscila alrededor de los 17° y 22°. Surcos angular profundo, con un ancho de 0,75 milímetros, y flancos en cresta. Las caras suelen aparecer planas, pero debieron de ser convexas, al menos en la región apical, como se observa en la zona apical del PG 4251. La línea media en cresta y con un ancho que oscila entre 0,10 milímetros y 0,30 milímetros. En algunos de los ejemplares se observan a lo largo de todo el exoesqueleto corrugaciones, indicándonos la flexibilidad del mismo, sobre todo en las proximidades al margen abertural. Parecen vislumbrarse líneas secundarias en uno de los ejemplares. No se han observado líneas accesorias.

Entre los elementos de la ornamentación están las costillas transversales, las longitudinales y los tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes en la línea media y en el surco angular. Tienen una densidad de 35 a unas 80 unidades en cinco milímetros. No se ha podido confirmar si hay mayor densidad en la región apical que en la abertural, ya que en los especímenes donde se ha podido medir no estaban completos o sólo se podía medir en determinadas regiones del exoesqueleto. La inclinación de las costillas transversales varía de 3,5° a 19°. No es una medida muy fiable ya que no se conservan en buen estado las costillas transversales en las proximidades al surco angular, y sólo hay un ejemplar en el que se ha podido medir (250038). La forma de las mismas es semirrectilínea, con una conexión del tipo curva flexionada, difícilmente observable. El ángulo intercostal es de unos 156°. Las costillas longitudinales suelen ser predominantes, formadas por tubérculos, y tienen una densidad 42,16 a 80 en cinco milímetros. Siendo la relación de costillas transversales/costillas longitudinales de 2,1:1 y 1:1. Los tubérculos tienen una forma esférica o semicúbica que se unen, normalmente, entre ellos formando costillas longitudinales. Estos tubérculos están en la misma densidad que las costillas longitudinales, de 42,16 a 80 unidades en cinco milímetros, en el sentido transversal de las costillas transversales.

Los septos son reflejados gracias a la tenuidad del exoesqueleto, reflejándose en la parte externa del mismo en la zona de la línea media, en los especímenes más aplastados, mediante una cresta.

En el espécimen sin siglar, el G 46810 y el PG 4251 están casi completos, pero no se ha podido ver en ninguno de ellos las terminaciones aberturales y/o el tabique apical o ápice en un mismo espécimen. Se han observado las terminaciones aberturales o, al menos, parte de ellas o sus impresiones en G 46810, G 46825 y PG 4251, y el ápice, algo erosionado, en el que está sin siglar y G 46749. Así que se han podido estudiar las terminaciones aberturales en distintos especímenes, éstas son triangulares cortas. Aunque no haya ningún ejemplar que las conserve completas, se ha intentado reconstruirlas, y se han estudiado las impresiones de las mismas. Tienen medidas que oscilan sobre los ocho milímetros de longitud (G 46810 y G 46825). Se ha observado el ápice en uno de los especímenes sin siglar, y casi completo en G 46749. Dicho elemento anatómico tiene una forma muy afilada.

Discusión: La relación longitud/anchura tiene gran variabilidad. Probablemente, se deba a las distintas etapas en el desarrollo de los organismos. La sección transversal fue descrita por Reed (1933: p. 355) como rectangular, pero también es cierto que fue descrita con un solo espécimen y que estaba aplastado. Aquí se han estudiado más ejemplares, pero ninguno en tres dimensiones, sin embargo parece ser que algunos tuvieron una sección transversal cuadrada, en otros también se puede observar rectangular.

Aunque se caracteriza por surcos angulares anchos y profundos, los especímenes de este taxón no suelen encontrarse en un estado de conservación suficiente como para poder corroborarlo a lo largo de todo el exoesqueleto, pero sí se manifiesta al menos en una parte.

Hay especímenes que la línea media parece estar marcada por un ligero surco y rodeada de unas líneas longitudinales paralelas en ambos lados, las líneas secundarias. Estas formas se observan mejor en la zona próxima a la abertura (G 46810). Esto indica la fragilidad del exoesqueleto en la

región abertural, y que cuanto más deformado está el espécimen, tanto más se reflejan las crestas septales en la superficie externa.

La forma de la abertura no es una característica importante para la distinción de la especie, debido a que no se suele conservar, y si lo hace es de forma incompleta como se ha estudiado en algunos ejemplares (G 46810 y G 46825).

Observaciones:

- Reed (1933) dedicó este taxón a Miss Ida L. Slater, por su trabajo monográfico "*British Conulariae*" publicado en 1907.
- Estos ejemplares fueron re-determinados en parte por J. Mortin en 1984, que asimiló formas determinadas en nomenclatura abierta como *Conularia* sp. cf. *aspersa* Lindström, 1884 (20 ejemplares) y *Conularia* cf. *punctata* Slater, 1907 (12 ejemplares) como la especie que nos ocupa.
- Algunos de los especímenes tienen el molde positivo y el negativo (250038, G 46825 y sin sigla), pero lo normal es que aparezcan como molde positivo, de ahí la dificultad a la hora de observar su ornamentación. Están incompletos, en los que se puede observar una o dos de las caras, o una cara y parte de otra.

***Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845)**

(Lámina 25: figuras 1-6)

- 1821 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, p. 107, pl. 260: fig. 4.
- 1828 *Conularia sowerbyi* Defrance; Blainville [cop. Sowerby 1821], p. 377, pl. 14 : figs. 2a-e.
- * 1845 *Conularia sowerbii* Verneuil; Murchison *et al.*, p. 348, pl. 24: figs. 5a-5b.
- 1847 *Conularia cancellata* Sandberger, p. 20, pl. 1 : fig. 11.
- 1854 *Conularia sowerbyi* Verneuil, 1845; Murchison, p. 196, p. 231, pl 25: fig. 10.
- 1855 *Conularia cancellata* Sandberger, 1847; McCoy, 287-288.
- v 1884 *Conularia sowerbyi* Defrance, 1828; La Touche, p. 62, pl. 7: fig. 152.
- v 1907 *Conularia sowerbyi* Verneuil, 1845; Slater, 37-39, pl. 5: figs. 7-11.
- 1956b *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Moore & Harrington, p. F61.

Serie tipo:

Neotipo: *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845) de la Wenlock Limestone (Silúrico), de Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 37; pl. 5: fig. 9). Localizado en el NHM con la sigla G 11799 (lámina 25: figuras 1-2).

Sintipo: *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821 de la caliza de transición muy oscura del Ludlow (Silúrico), en Westmoreland (Inglaterra). Descrito y figurado por Sowerby (1821: p. 304, pl. 260: fig. 4) y sólo figurado por Blainville (1828: pl. 14: fig. 2d). Actualmente está perdido, por lo que se ha propuesto el neotipo.

Distribución estratigráfica: Desde el Ordovícico Medio al Prídoli (Silúrico), y puede que en el Devónico Inferior (Holm, 1893: p. 117; Termier & Termier, 1950: p. 111). Aparece en las siguientes capas: Macrourus-kalken, Östersjö-kalk, Orthocerkalk y en las Lower Lyckholm beds del Ordovícico Medio; de las cuarcitas de la Formación Libeñ, calizas con *Orthoceras*, Acton Scott Beds, *Orthisina* y *Trilobite* zones de Bala, del Ordovícico Superior; en la Liteñ Formation y *Pentamerus* sandstone del Llandovery; Wenlock Limestone, Wenlock Shales y unidad *b* de las Högkint Beds del Wenlock; *Asterias* bed, esquistos olivínicos de grano fino del Ludfordiense, *Pterygotus* c-d beds, Brachiopodskifferten y Niagara Group, y en los pisos Gorstiense y Ludfordiense (Ludlow); Lochkoviense y Praguense del Devónico Inferior.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Báltica, Gondwana y Laurencia. En Avalonia aparece en las localidades: Benson Knot y Unterbarrow en Westmoreland (Inglaterra); Blaendinan, Bryn-Melyn y Cynwyd en Merionethshire (Gales); Cerigcoedog y Pont Hafodgynfor, en Denbighshire (Gales); Dudley, Malvern y Purlieu Lane en Worcestershire (Inglaterra); Aldon, Buildwas Bridge, Ludlow, Mocktree, Norbury, Onny River, Parklane y Sheldenton, en Shropshire (Inglaterra); Gretton, en Northamptonshire (Inglaterra); Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra); y probablemente en Bélgica (Malaise, 1873: p. 92). En Báltica en: Eberswalde, en Brandemburgo, y en Mecklenburg (Alemania); Hovedön, en Oslo (Noruega); Ar, Borensult, Lansa, Lauterhornsvik, Saxriv, Snäckgärdet, Svarven, Vattenfallet y Visby en Gotland (Suecia); Böda y Rabeck, en Öland (Suecia); Djupvik, Fårö, Grisvård, Hallshuk, Kyrkviken, en Eksta (Suecia); Sund, en Upland (Suecia); Chotim, en Besarabia (Moldavia); y Oddalem (Estonia). En Gondwana: Gevin (Mauritania); Milhau, en Avéyron (Francia); y Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa). Y en Laurencia: Lockport (estado de Nueva York); Québec (Québec); Grimsby y Hamilton (Ontario).

Ejemplares estudiados:

Hay 58 ejemplares de este taxón, de *Chasmops macrurus* limestone y Lower Lyckholm beds del Ordovícico Medio; Acton Scott Beds, *Orthisina* y *Trilobite* zones en Bala del Ordovícico Superior; *Pentamerus* sandstone del Llandovery; Niagara Group, y en los pisos Gorstiense y Ludfordiense del Ludlow; Wenlock Limestone y Wenlock Shales del Wenlock; y en el Prídoli.

Las localidades donde han aparecido son: Blaendinan y Cynwyd, en Merionethshire (Gales); Cerigcoedog y Pont Hafodgynfor, en Denbighshire (Gales); Dudley, Malvern y Purlieu Lane, en Worcestershire (Inglaterra); Aldon, Buildwas Bridge, Ludlow, Mocktree, Norbury, Onny River y Sheldenton, en Shropshire (Inglaterra); Gretton, en Northamptonshire (Inglaterra); Ledbury, en

Herefordshire (Inglaterra); Visby, en Gotland (Suecia); Rabeck, en Öland (Suecia); Oddalemm (Estonia); Lockport (estado de Nueva York); Québec (Québec); y Grimsby y Hamilton (Ontario).

Hay cinco especímenes sin siglar de Dudley y Ludlow, en Worcestershire y Shropshire respectivamente (Inglaterra). Y el resto con las siguientes siglas: 64550 (molde positivo y negativo), G 62, G 460-G 461, G 6273-G 6275, G 6327 (con ésta están siglados dos ejemplares), G 7374, G 9779, G 10043, G 11794 (con ésta están siglados tres fragmentos adquiridos en 1907), G 11795 (con ésta están siglados tres ejemplares), G 11799-G 11801, G 12181, G 12574, G 17500-G 17505, G 19552, G 19639-G 19640, G 23715-G 23723, G 23725, G 24850-G 24851, G 43208-G 43210, G 43237, G 69779, PG 4318, PG 4428-PG 4429 y PG 4548.

La procedencia de los 58 especímenes de esta colección del NHM es muy variada. Algún ejemplar de Visby (Gotland) fue comprado a M. Lindström en 1865 (64550); uno de Buildwas Bridge, en Shropshire (Inglaterra), comprado a la *Vine Collection* en 1891 (G 7374); otro de Buildwas, en Shropshire (Inglaterra) donado por la *Anstice Collection* en 1906 (G 7374); de Oddalemm (Estonia) y Rabeck (Suecia) donados por el Dr. F. A. Bather en 1907 (G 11794 y G 19639-G 19640 respectivamente); de Lockport (estado de Nueva York) donado por la *Geological Society* de Londres en 1911, y a su vez procedentes de la *W. J. Henswood Collection* (PG 4318); de Blaendinan, en Merionethshire (Inglaterra), Cerigcoedog y Pont Hafodgynfor, en Denbighshire (Gales) adquiridos a la *Thomas Ruddy Collection* en 1915 (G23715-G 23717, G23721-G23722 y G 23723 respectivamente); de Grimsby y Hamilton (Ontario) donados por la *G. J. Hinde Collection* en 1918 (G 24850 y G 24851 respectivamente); de Norbury, en Shropshire (Inglaterra) comprado a la Ludlow Natural History Society en 1939, que a su vez fue donado por el Reverendo J. D. La Touche (PG 4428).

Diagnosis: Ángulo apical de unos 15°. Surco angular profundo y ancho, atravesado por ornamentación, habitualmente con costillas transversales coalescentes en el mismo. Caras convexas. Línea media marcada por cambio de dirección de las costillas transversales que son siempre coalescentes.

Diagnosis diferencial: Esta especie se la puede relacionar con la especie carbonífera *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821), y con la silúrica *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).

Metaconularia sowerbyi (Verneuil, 1845) difiere de *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) en su mayor tamaño, costillas transversales coalescentes en la línea media y surco angular y mayor densidad de costillas transversales.

En el caso de *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855) se diferencia, primordialmente, por su mayor ángulo intercostal, del orden de 20° más; la no alternancia de las costillas transversales en la línea media y en el surco angular; el tipo de conexión de las costillas transversales curva angulosa que puede pasar a curva flexionada, a diferencia de *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855) que tiene conexión del tipo arco gótico sólo; menor inclinación de las costillas transversales, casi la mitad de densidad de los tubérculos y de las crestas intercostales.

Diagnosis sensu McCoy (1855: p. 287): “Depressed, sides of each face converging at about 20°; the four faces equal, each divided by a faint longitudinal furrow, usually rather nearer the outer or

marginal sulcus than the inner one, but varying in this respect, and sometimes partially obsolete; transverse plicae bent upwards at an angle of about 130° near the apex, 135° in the middle, and upwards of 140°, or only slightly arched towards the mouth; usually continuous across each face, meeting the sides at a more acute angle than the medial suture; about five in the space of one line in the middle of the shell (where the diameter of each face is about six lines), rather abruptly increasing to six or seven near the smaller and larger ends; intervening shallow spaces marked with coarse longitudinal striae; average length about two and quarter inches" (Lados de cada cara convergiendo en unos 20°, deprimidos; las cuatro caras iguales, cada una dividida por un débil surco longitudinal, normalmente bastante más cerca de la parte más externa o surco marginal que de la más interna, pero variando en este respecto, y a veces parcialmente obsoleto; pliegues transversos doblados hacia arriba en un ángulo de unos 130° cerca del ápice, 135° en la mitad, y 140° hacia arriba, o sólo ligeramente arqueado hacia la abertura; normalmente atraviesan continuas cada cara, coincidiendo los lados en un ángulo más agudo que la sutura mediana; sobre cinco en un espacio de una línea en la mitad de la concha (donde el diámetro de cada cara es de unas seis líneas), aumentando bastante bruscamente a seis o siete cerca de las terminaciones más pequeña y más grande; interviniendo espacios someros marcados con gruesas estrías longitudinales; longitud media de unas dos pulgadas y un cuarto).

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 27): *"Shell large, tapering uniformly; cross-section rhombic near the aperture, elliptical near the apex. Faces equal, gently convex, apical angle 10°-12°. Marginal grooves shallow, broad; facial grooves inconstant. Lobes of the aperture short and triangular; apex closed by a convex septum. Ornamentation fairly coarse; transverse ridges well marked (average 12 in 5 mm, more crowded at the apex and the aperture), forming an average angle of 147°. Ridges closely set with rounded tubercles. Longitudinal bars in the furrows twice as numerous as the transverse ridges, rounded, and in contact laterally. Ornamentation continuous across the marginal grooves"* (Concha grande, disminuyendo uniformemente; sección transversal rómbica cerca de la abertura, elíptica cerca del ápice. Caras iguales, ligeramente convexas, ángulo apical de 10°-12°. Surcos marginales someros, anchos; surcos faciales inconstantes. Lóbulos de la abertura cortos y triangulares; ápice cerrado por un septo convexo. Ornamentación ligeramente grosera; costillas transversales bien marcadas (media de 12 en 5 mm, más numerosas en el ápice y la abertura), formando un ángulo medio de 147°. Crestas próximas con tubérculos redondeados. Barras longitudinales en los surcos dos veces tan numerosas como las crestas transversas, redondeadas, y en contacto lateralmente. Ornamentación continua que atraviesa los surcos marginales).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Exoesqueleto recto o con una pequeña torsión de 13° (G 11799), con forma piramidal aguda. Ninguno de los especímenes que figuran en la colección está totalmente completo. Tienen una longitud que oscila alrededor de los 28,31 y 135 milímetros y el ancho entre 7,5 y 22,9 milímetros. La relación longitud/anchura oscila de 2,68 a 6,13. Se han podido observar, al menos, cinco capas en el exoesqueleto de uno de los especímenes (G 19552). La sección transversal tiene una forma rómbica-elipsoidal a rómbica. Se puede observar en tres de los ejemplares (64550, G 19552 y G 17501) que se conservan en tres dimensiones. El resto son moldes de una o dos caras en dos dimensiones. El ángulo apical varía

entre los 8,5º y los 17º. El ángulo más bajo se corresponde con el espécimen que tiene una torsión de 13º. Surco angular profundo y ancho, de 0,33 a 1,22 milímetros, de flancos romos. La mejor representación del surco angular está en el espécimen G 19552. Caras convexas, que dan una forma ligeramente elipsoidal a la sección transversal, con su mayor convexidad en la zona donde se articulan las costillas transversales, en la mitad de la cara. Esa es la razón por la que está más erosionada esa zona. Es la que más sobresale. Línea media fundamentalmente marcada por el cambio de dirección de las costillas transversas. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Entre los elementos de la ornamentación están las costillas transversales y los tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes en la línea media y en el surco angular, a excepción de un espécimen (G 461) en el que se ha observado que se entrelazan las costillas transversales en el surco angular en una parte del mismo. Esto tiene que ser consecuencia del aplastamiento que sufre el espécimen, en su región apical. Tienen una densidad que oscila entre siete a 35 unidades en cinco milímetros. Hay especímenes en los que se han medido menor densidad de costillas transversales en la región apical que en la abertural, contradiciendo la tendencia en el resto de los conuláridos (G 19552, G 6273 y G 11799). Se ha observado que hay intercalaciones de costillas transversales a través de cualquier punto intermedio entre la línea media y el surco angular, sin guardar ningún patrón en uno de los especímenes (G 11799). Suele corresponder con un ligero ensanche del exoesqueleto ya que se dan en la misma zona, a la misma altura del exoesqueleto, en todas las caras a la vez. La inclinación de las costillas transversales es de 4º a 27º, pero la media se sitúa en los 12º y 17º. La forma de las costillas es arqueada, con una conexión de tipo curva angulosa que puede pasar a ser del tipo curva flexionada adaberturalmente. No tienen apenas curvatura adabertural las costillas transversales en los flancos del surco angular. El ángulo intercostal oscila de 124º a 150º, con menor medida en la región apical que la abertural. Los tubérculos de forma esférica o semiesférica alargada en el sentido longitudinal, se sitúan sobre las costillas transversales, en una densidad de 15 a 40 unidades en cinco milímetros, aunque lo normal son 20 unidades en cinco milímetros. Con crestas intercostales adaberturales, de 15 a 30 unidades en cinco milímetros en los ejemplares en los que se han podido ver. Hay un espécimen, G 24851, en el que se pueden observar en el molde negativo dando un aspecto de cuadrícula. Normalmente se pueden observar los surcos intercostales atravesados por las crestas intercostales adaberturales, a no ser que sean tan estrechos que no lleguen a verse, o que falten las capas que las albergan, con lo que se podrían ver surcos intercostales lisos. Lo normal es ver, al menos, las impresiones de las mismas.

Se han podido estudiar las terminaciones aberturales que son triangulares muy puntiagudas (G 11799). Con una longitud de 12,5 milímetros. Ligeramente curvadas, sin llegar a cerrar el exoesqueleto, al menos en el ejemplar que las tiene completas. Recuerdan a las de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884), con la misma terminación afilada. Se han conservado en muy pocos ejemplares, y en algunos de ellos como impresiones en la parte más distal.

Por otra parte, se ha podido observar el tabique apical del espécimen G 11799 figurado por Slater (1907: pl. 5: fig. 9) con la forma típica redondeada, con la convexidad externa, y liso, sin ornamentación.

Discusión: McCoy (1855: 287-288) primero describe una línea media ligeramente surcada y más adelante detalla que puede estar ausente el surco o intermitente en una misma cara, y Slater (1907) define surcos faciales inconstantes. Sin embargo, en los especímenes estudiados no se puede decir que exista tal línea surcada, sino más bien está marcada por el punto de inflexión del cambio de dirección de las costillas transversales a su paso. Puede, que en algunos ejemplares en la zona apical, debido al curvamiento de las costillas transversales y a la deformación que hayan podido sufrir, se marque una ligera depresión como se puede llegar a ver en el espécimen G 461 en la parte apical de una de sus caras, pero no es continuo a lo largo de toda la cara, ni tampoco lo es en todos los especímenes. McCoy (1855), en un primer momento, se basó en un único espécimen, y esto pudo llegar a dar la impresión de generalizar un carácter puntual a característico en la especie. Posteriormente, cuando examina varios ejemplares reconoce que tal línea surcada puede estar ausente o intermitente en un mismo espécimen. Por su parte, Slater (1907) pudo referirse al aspecto general que dan algunos especímenes, G 6273, al sobresalir las costillas transversales en la zona de la línea más que en el resto de la cara, con lo que crea una sombra que parece dar surcos intermitentes a lo largo de la cara. Se han observado parte de los especímenes descritos por Slater (1907) y se puede generalizar que la línea media está marcada únicamente por el cambio de la dirección de las costillas transversales que tienen en dicha línea su máximo punto de inflexión.

Asimismo, Slater (1907) describió el surco angular como somero y ancho, pero esto se corresponde a que los especímenes que estudió estaban aplastados, y no conservaban relieve alguno, a diferencia de especímenes como G 6273 o G 19552, que tienen surcos angulares profundos y anchos, rodeados de flancos romos.

En los especímenes estudiados se han podido medir menor número de costillas transversales en la región apical que en la parte media del exoesqueleto (G 19552, G 6273, G 11799), con lo que contradice la tendencia general de los conuláridos. También, hay que reconocer que son ejemplares que han sufrido una deformación. Y, puede que se deba a la corrugación del exoesqueleto en posición de vida, teniendo un enterramiento rápido que les dejó en posición de vida con las corrugaciones provocadas por el peso del propio exoesqueleto, anastomosándose unas costillas sobre otras, en la parte más ancha del exoesqueleto, la abertura, aumentando su densidad. Por su parte, Slater (1907) reconoce menor densidad de costillas transversales en la parte media del exoesqueleto que en la región abertural o apical. Y esto se ha podido corroborar en los especímenes más completos, como uno sin sigla del Wenlock de Dudley, en Worcestershire (Inglaterra), G 461, PG 4318 y PG 4428. En el caso del espécimen G 11799, hay zonas del exoesqueleto que tienen mayor densidad en la parte media que en la abertural o apical. Se corresponden con la zona de ensanchamiento del exoesqueleto, en la que hay intercalaciones de costillas transversales que van desde el surco angular a cualquier punto anterior a la línea media, sin llegar a la misma.

A veces las crestas intercostales adaberturales son apenas visibles, en el caso que falten las capas más superficiales del exoesqueleto, pero se pueden llegar a observar las impresiones de las mismas. Estas crestas son lo que definió Slater (1907) como barras longitudinales redondeadas y

en contacto lateralmente. Y sí se ven así cuando está deteriorada la parte más externa, perdiendo el relieve de estas crestas y dando un reticulado.

Slater (1907: pl. 5: fig. 8) representó una terminación abertural corta, triangular, que describió como "*abertura imperfecta*". Por el contrario, en el espécimen G 11799, se puede observar una terminación abertural muy afilada, y, puede que en el G 6273, como se puede vislumbrar de la impresión del final de la terminación abertural, también parece ser alargada y afilada.

Observaciones:

- El nombre de *Conularia sowerbyi* Verneuil, 1845 fue erigido por Defrance (1828) in Blainville (1828) para separar a los especímenes de *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821 silúricos de los carboníferos. Pero, Blainville (1828) reprodujo las ilustraciones de Sowerby (1821) y no dio descripción alguna. Posteriormente, Verneuil in Murchison *et al.* (1845) da una descripción de los mismos. Esta es la razón por la que el nombre del autor de la especie se ha seguido mayoritariamente Verneuil y no Defrance. Aunque, si el nombre lo dio Defrance (1828), pero fue descrito por Verneuil (1845), no debería de denominarse *M. sowerbyi*, y se tendría que aplicar otro nombre. Desde aquí se seguirá con el nombre de *M. sowerbyi* Verneuil, 1845 que fue secundado por Slater (1907).
- Hay un espécimen, en molde negativo, sin sigla, de *Metaconularia* cf. *sowerbyi* (Verneuil, 1845), del Ordovícico de Hover (Noruega). Es un pequeño fragmento de la zona de la línea media, con 20 milímetros de longitud y 35 milímetros de ancho, en el que se pueden observar las costillas transversales. La densidad de estas costillas es de unas ocho unidades en cinco milímetros. Como no se pueden estudiar más características que nos puedan indicar, sin lugar a dudas, que pertenece al taxón *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845), es por lo que se deja determinado con nomenclatura abierta. Igualmente con el ejemplar PG 4452 que está lo suficientemente deteriorado como para no poder asegurar la pertenencia a este taxón.
- Esta especie también ha sido citada en "*partie inférieure du lias moyen, toarcien de M. d'Orbigny*" de Milhau, departamento de Avéyron como *Conularia cancellata* Sandberger, 1847 por parte de Argéliez (1856: p. 186), pero tendría que haberse estudiado el ejemplar para saber si correspondía con la descripción original. Por otra parte podría ser un bloque procedente de otra capa estratigráfica. De ser verdad, habría un *gap* entre el registro silúrico y el jurásico. Además, y todavía más importante, sería el primer ejemplar de conulárido registrado en el Jurásico, dilatando la existencia de este grupo de cnidarios hasta este período. Pero lo más probable, de ser un conulárido con semejanzas a nuestra especie, es que fuese *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821.

Género ***Notoconularia*** Thomas, 1969

* 1969 *Notoconularia* Thomas, 1285-1286.

Especie tipo: *Conularia inornata* Dana, 1849 (Dana, 1849: 709-710).

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Triásico Superior. En formación desconocida del Carbonífero. En la Allandale Formation del Dalwood Group; Darlington Limestone; "Erratic Zone", debajo de Darlington Limestone; Lower Marine beds y Upper Marine beds, todas del Pérmico. Y posiblemente en la Malbina Sandstone, de edad Kunguriense y puede que llegue hasta el Capitanense, del Cisuralense y Guadalupense e incluso Wuchiapingense del Lopingense (Pérmico). También en la Carnian Formation, del Triásico Superior.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Gondwana y Laurencia. En Gondwana aparece en las localidades de Otamita, en Hokonui Hills (Nueva Zelanda); Branxton, Carpertee, Coal Seam, Farley, Glendon, Harper's Hill, Illawarra district, Kiama, Maitland, Ravenswood, Richmond Vale, Raymond Terrace, Shoalhaven y Stony Creek, en Nueva Gales del Sur (Australia); Bald Hill, cerca de Bacchus Marsh, en Victoria (Australia); Fossil Cliff Quarry, en Maria Island y Fern Tree, cerca de Habart, ambos en Tasmania (Australia); y seguramente en Punjab (India). La localidad de India habría que corroborarla con el estudio de los ejemplares que han sido citados por Waagen (1891), Kiderlen (1937) y Moore & Harrington (1956b) como *Conularia tenuistriata* McCoy, 1855 o *Paraconularia tenuistriata* (McCoy, 1855). Y en Laurencia, se encuentra en Terranova (Canadá).

Ejemplares estudiados:

Hay 13 ejemplares de este género. Se incluye un espécimen del Triásico Superior, de la Carnian Formation, con la sigla G 37495; otro del Permocarbonífero de Australia, sin especificar más; uno más del Mississippense Inferior, Carboniferous Limestone, de Terranova (Canadá); y, 10 más del Pérmico de Ravenswood, Coal Seam y Stony Creek, oeste de Maitland, en Nueva Gales del Sur (Australia). Están siglados con los números: G 5224-G 5225, G 17334-G 17335, G 17340, G 17368, G 32783, PG 4264-PG 4265, PG 4314-PG 4315. Algunos de ellos se conservan en tres dimensiones (G 17340, G 32783, PG 4265 y PG 4314-PG 4315) y con molde positivo y negativo (G 17368 y G 37495).

Diagnosis: Ángulo apical pequeño, menor de 12°. Arista, surcada doblemente, siendo atravesada su parte central por costillas transversales que alternan o se compensan en dicha zona. Costillas transversales normalmente coalescentes en línea media y forman una suave cresta. Tipo de conexión en curva angulosa.

Diagnosis sensu Thomas (1969: p. 1285): "*Medium to large sized paraconulariids, corner furrows divided into two grooves by distinct longitudinal median ridge; transverse ribs smooth, interrupted at corner furrows; interspaces smooth or with variably developed longitudinal or oblique plications; elongate with low angle of taper (less than 12°); cross section square, rectangular or rhomboidal*" (Paraconuláridos de tamaño medio a grande, surcos de las aristas divididos en dos por una cresta mediana longitudinal; costillas transversas lisas, interrumpidas en los surcos de las aristas; interespacios lisos o con una variabilidad de pliegues longitudinales u oblicuos; alargados con un pequeño ángulo de disminución (menos de 12°); sección transversal cuadrada, rectangular o rómbica).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera o birradial. Sólo se ha encontrado un espécimen dentro de este género que tiene una desviación de la vertical de unos 15° (PG 4265). La longitud es muy variable, variando de 60 hasta casi 400 milímetros y el ancho en los ejemplares más grandes es de 11 hasta unos 46 milímetros, dando una relación longitud/anchura que es mayor de ocho. La sección transversal suele ser cuadrada o rómbica, y rectangular. El ángulo apical oscila entre los 3° y los 11°. Con surco angular de flancos romos. Este surco es dividido por una cresta longitudinal en dos. Son especímenes de caras planas o semicóncavas, ornamentadas con costillas transversales. La línea media se marca, fundamentalmente, por el cambio de dirección de las costillas transversales, y en algunos especímenes se puede observar una cresta muy suave. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Dentro de la ornamentación están las costillas transversales que son, fundamentalmente, coalescentes en la línea media. En el surco angular pueden o no alternar. Tienen una densidad de cinco a 11 unidades en cinco milímetros. La inclinación de las mismas es de 6° a 36°. Y tienen una forma suavemente arqueada que al llegar al flanco que rodea el surco angular sufre una pequeña curvatura adabertural. El tipo de conexión es curva angulosa. El ángulo intercostal oscila entre 149° y 160°. Los surcos intercostales que separan las costillas transversales están lisos.

Con terminaciones aberturales triangulares. No se ha observado, ni se tiene información de publicaciones en las que se haya descrito septo, o tabique apical, o ápice.

Discusión: Este género se creó para agrupar a los especímenes que tenían el surco angular dividido en dos por una cresta longitudinal. Thomas (1969) observó que algunos de los ejemplares agrupados bajo *Conularia inornata* Dana, 1849, *Paraconularia laevigata* (Morris, 1845) o *Conularia laevigata* Morris, 1845 y *Paraconularia tenuistriata* (McCoy, 1855) o *Conularia tenuistriata* McCoy, 1855, tenían dicho surco angular. Pero, hay ejemplares descritos por Salter (1866), del N de Gales, bajo el nombre de *Conularia laevigata* que no lo tienen. Si tenemos en cuenta el Principio de Prioridad del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, la especie que se agrupa bajo *Paraconularia* Sinclair, 1940 debe de tener otro nombre distinto a *laevigata*, debido a que Salter (1866) designó a los especímenes galeses con un nombre que se había utilizado previamente. Es por lo que Fletcher (1938) sugirió para los ejemplares británicos el nombre de *salteri*, que desde aquí secundo (ver apartado *Paraconularia salteri* [Fletcher, 1938]).

Aunque Morris (1845) denominó a dicha especie *Conularia levigata*, es debido a una mala transcripción del latín. Esta es la razón por la que mayoritariamente se ha referido como *Conularia laevigata* Morris, 1845 o *Paraconularia laevigata* (Morris, 1845), y no es un caso de homonimia, ya que no hay una diferencia en el significado de *levigata* o *laevigata*.

Por otra parte, se han encontrado dos formas distintas dentro de la cresta que divide al surco angular en dos, por lo que dentro de este género se han reconocido tres especies: *Notoconularia inornata* (Dana, 1849), *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) y *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov.

Y teniendo en cuenta que bajo el nombre de *Conularia inornata* Dana, 1849 aparecen dos formas distintas, con el surco angular dividido en dos o no, se distinguen dos taxones diferentes. Uno pertenece al género *Notoconularia* Thomas, 1969, y el otro a *Paraconularia* Sinclair, 1940, al igual que hacíamos con *Conularia laevigata* Morris, 1845, y siguiendo el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

En el caso de los especímenes del NHM agrupados como *Conularia inornata* Dana, 1849, *Conularia laevigata* Morris, 1845 y *Conularia* cf. *laevigata* Morris, 1845, han quedado repartidos en seis taxones: *Notoconularia inornata* (Dana, 1849), *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov., *Paraconularia* aff. *inornata* (Dana, 1849), *Paraconularia laeae* sp. nov., *Paraconularia raymondiensis* sp. nov. y *Paraconularia salteri* (Fletcher, 1938), sin tener ningún ejemplar de *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) en la colección objeto de estudio.

Aparte del surco angular, *Paraconularia* Sinclair, 1940 difiere de *Notoconularia* Thomas, 1969 por su ornamentación, con tubérculos y crestas intercostales, menor tamaño y menor ángulo intercostal.

Observación:

- En el NHM hay dos especies de las tres que se conocen que pertenezcan a este género.
- Van Iken (1992a) observa que el surco angular característico de este género, no se corresponde internamente con ningún engrosamiento del exoesqueleto.

Especies que incluye la colección del NHM y que se han estudiado:

Notoconularia inornata (Dana, 1849)
Notoconularia neozeolandensis sp. nov.

***Notoconularia inornata* (Dana, 1849)**

(Lámina 26: figuras 1-9)

* 1849 *Conularia inornata* Dana, 709-710, pl. 10: fig. 8.

1877 *Conularia inornata* Dana, 1849; De Koninck, p. 176, pl. 22 : fig. 14a-b.

1890 *Conularia inornata* Dana, 1849; Etheridge, 751-753.

1938 *Conularia inornata* Dana, 1849; Fletcher, p. 248, pl. 26: figs. 2-3, 5-6, 12-13.

1969 *Notoconularia inornata* (Dana, 1849); Thomas, 1286-1287, pl. 149: figs. 1-4.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia inornata* Dana, 1849 de las Upper Marine beds, en el Maitland Group, posiblemente de la Muree Formation, del Pérmico de Glendon, en Nueva Gales del Sur (Australia). Descrito y figurado por Dana (1849: p. 709, pl. 10: fig. 8) y Thomas (1969: p. 1286, pl. 149: figs. 2a-d). Ejemplar que se localiza en el *National Museum of Natural History (Smithsonian Institution)* (Washington D.C., EE.UU.). Siglado como USNM 3668.

Distribución estratigráfica: Carbonífero-Pérmico y en las Lower Marine beds y Upper Marine beds del Pérmico.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en Australia, en las localidades de Ravenswood, Coal Seam, Stony Creek, Maitland, Glendon, Harper's Hill, Farley, Shoalhaven, Kiama, Branxton, Carpertee y Richmond Vale de Nueva Gales del Sur; en Bald Hill, cerca de Bacchus Marsh, en Victoria; y ha sido citada esta especie por Johnston (1888: p. 116) en Tasmania.

Ejemplares estudiados:

Hay 11 ejemplares de esta especie. Uno de ellos proviene del Carbonífero-Pérmico de Australia, y los otros diez restantes del Pérmico (seguramente Lopingiense) de Ravenswood, Coal Seam y Stony Creek, oeste de Maitland, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Están siglados con los números: G 5224-G 5225, G 17334-G 17335, G 17340, G 17368, G 32783, PG 4264-PG 4265, PG 4314-PG4315. Algunos de ellos se conservan en tres dimensiones (G 17340, PG 4265 y PG 4314-PG4315) y con molde positivo y negativo (G 17368).

Parte de estos especímenes proceden de la transferencia del *Museum of Practical Geology* (Londres, Reino Unido) en 1880 (G 17340, G 17368), legado de Sir C. Purdon Clarke en 1889 (G 5224), donación de la Bath Literary and Scientific Institution en 1905 (G 17334-G 17335), donación de la *Geological Society* de Londres en 1911 (PG 4314-PG4315), donado por R. B. Newton en 1914 (G 32783), comprado a la *B. Dunstan Collection* en 1935 (PG 4264-PG 4267).

Diagnosis: Apariencia estrecha y alargada, con relación longitud/anchura cercana a 12. Línea media marcada por una cresta o por cambio de dirección de las costillas transversales. Surcos angulares divididos por una cresta en la que se entrelazan costillas transversales.

Diagnosis diferencial: Se la relaciona con *Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938), *Paraconularia derwentensis* (Johnston, 1887) y con *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) del Pérmico, de las que se diferencia fundamentalmente por el surco angular. Así *Notoconularia inornata* (Dana, 1849) difiere de *Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938) y *Paraconularia derwentensis*

(Johnston, 1887) por el surco angular dividido en dos por una cresta, y de *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) por la ornamentación que figura en dicho surco.

Así, en *Notoconularia inornata* (Dana, 1849), tiene un surco angular dividido en dos por una cresta que es atravesada por las costillas transversales, entrelazándose en dicha zona. Sin embargo, *Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938) y *Paraconularia derwentensis* (Johnston, 1887) no tienen el surco dividido en dos, además de que la primera especie citada tiene un ángulo apical mayor, sección transversal rómbica y no rectangular, y la falta de torsión. En el caso de *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) sí que tiene el surco dividido en dos, pero las costillas no se entrelazan, sino que alternan en la cresta, quedando cada costilla enfrentada a un surco intercostal de las caras. También difiere de *Notoconularia inornata* (Dana, 1849) por un ángulo apical menor, mayor dimensión, surco angular más ancho y costillas transversales más finas.

Diagnosis sensu Dana (1849: p. 709): “*Large, adjoining sides very unequal, smaller $\frac{3}{4}$ the breadth of the larger. Plicae remote (ten to half an inch), naked, smooth (?); angle of convergence 12°* ” (Grande, caras contiguas muy desiguales, la más pequeña $\frac{3}{4}$ el ancho de la más grande. Pliegues distantes (diez en media pulgada), descubiertos, lisos (?); ángulo apical de convergencia 12°).

Diagnosis sensu Fletcher (1938: 248-249): “*Shell large, varying considerably in size; tapering slowly and uniformly. Cross section rectangular. Faces unequal; the narrow faces two-thirds the width of the wide ones. Apical angle about 12° - 14° . Marginal grooves wide and shallow, a definite groove being formed at the base by the ends of the transverse ridges. Aperture unknown, apex pointed. Ornamentation coarse; transverse ridges finely edged, widely separated (10 to 12 within 10 mm. of shell), forming an angle of about 150° down the centre of each face. Ridges become more crowded towards the apex of the shell. Facial groove central and distinct, interrupting the transverse ridges so that they occasionally alternate with each other. In the marginal furrows the ridges arch strongly upwards and interlock with each other, forming a distinct raised ridge in the centre of the marginal groove. Furrows smooth*” (Concha grande, variando considerablemente el tamaño; disminuyendo lenta y uniformemente. Sección transversal rectangular. Caras desiguales; las caras estrechas dos tercios el ancho de las anchas. Ángulo apical de unos 12° - 14° . Surcos marginales anchos y poco profundos, un surco concreto estando formado en la base por las terminaciones de las costillas transversales. Abertura desconocida, ápice puntiagudo. Ornamentación grosera; costillas transversales finamente afiladas, ampliamente separadas (10 a 12 en 10 mm de la concha), formando un ángulo de unos 150° en el centro de cada cara. Las crestas se hacen más densas hacia el ápice de la concha. Surco facial central y claro, interrumpiendo las costillas transversales de modo que alternan ocasionalmente una con otra. En los surcos marginales las crestas se arquean fuertemente hacia arriba y se entrelazan entre ellas, formando una cresta elevada en el centro del surco marginal. Surcos lisos).

Diagnosis sensu Thomas (1969: p. 1286): “*Large elongate Notoconularia, angle of taper 4° - 12° ; cross section rhomboidal to rectangular; ratio of width of faces from 0,75 to 0,85; transverse ribs spaced mainly at 9-10 per cm*” (*Notoconularia* grande, alargada, ángulo disminución de 4° - 12° , sección transversal romboidal a rectangular; proporción del ancho de las caras de 0,75 a 0,85; costillas transversales espaciadas principalmente 9-10 por cm).

Descripción: Conulariidae de simetría birradial. Exoesqueletos rectos, a excepción de uno de los ejemplares (PG 4265) que tiene una desviación respecto a la vertical de 15°. No se ha encontrado ningún ejemplar completo, ni con ápice, ni con abertura completa. Su longitud varía entre 60,10 y 76 milímetros, y el ancho entre 10,38 y 43 milímetros. En reconstrucción tendrían una longitud entre 161,45 y 397 milímetros, y el ancho entre 10,38 y 46,57 milímetros. Dando una relación longitud/anchura comprendida entre 8,4 y 12,79. Sección transversal rectangular. El ángulo apical oscila entre 5° y 11°. Surcos angulares característicos de este género, con flancos romos. Estos surcos tienen un ancho que oscila alrededor de los 2,5 milímetros de ancho. Son especímenes de caras planas o semicóncavas, ornamentadas con costillas transversales. La línea media se marca, fundamentalmente, por el cambio de dirección de las costillas transversales, las cuales son coalescentes en esa línea. Hay veces que se puede observar un surco muy suave, o incluso una cresta en un mismo ejemplar (G 17335), con un ancho de 0,72 milímetros. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Dentro de la ornamentación están las costillas transversales, muy finas, de unos 0,22 a 0,30 milímetros de ancho. Son coalescentes en la línea media. En el surco angular alternan, entrelazándose, en la cresta central, que es la que divide el surco en dos, pudiendo quedar coalescentes o no, con las de las caras. Tienen una densidad de cinco a 11 unidades en cinco milímetros. La mayor densidad se registra en la región apical. La inclinación de las mismas está entre 6° y 13°. Tienen una forma recta o suavemente arqueada que al llegar al flanco que rodea el surco angular sufre una pequeña curvatura adabertural. El tipo de conexión es curva angulosa. El ángulo intercostal oscila entre 149° y 160°. Los surcos intercostales que separan las costillas transversales están lisos. Éstos son más del doble, e incluso cuatro veces más anchos que las costillas transversales, de 0,69 a 0,88 milímetros. Hay un fragmento de exoesqueleto (G 17334) en el que se conserva la capa más externa y donde se puede ver claramente esta relación de costillas transversales a surcos intercostales.

Uno de los especímenes (PG 4265) tiene parte de una terminación abertural curvada. No se puede saber de qué tipo es ya que está incompleta.

No se ha observado ni tabique apical, ni ápice en ningún ejemplar.

Discusión: Al estar incompletos los ejemplares estudiados, y en algunos casos ser sólo fragmentos, no se puede saber si la torsión del exoesqueleto es un carácter que define a esta especie. De los ejemplares de esta especie sólo hay uno en el que se observa la torsión (PG 4265). También, es verdad que es el que conserva mayor longitud del exoesqueleto. Los especímenes de este taxón son muy largos y estrechos, por lo que es difícil encontrarlos completos. Pero, podemos encontrar en una ilustración de Fletcher (1938: pl. 26: fig. 2) un ejemplar como el que se ha estudiado, en el que coincide hasta la altura donde ha sufrido la rotura del fósil. Esto es lógico, debido a su longitud. En la zona donde empieza a estrecharse el exoesqueleto, es donde sufren la rotura.

Otro carácter que es de destacar es que su línea media, aparte de estar marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales, puede estar marcada o por una cresta, o por un surco. Probablemente, uno de los factores que influya se deba a la existencia o no de las distintas capas

que forman el exoesqueleto y a la deformación sufrida en algunos de los casos. Hay uno de los especímenes, G 17368, en el que se observa, principalmente, la línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales, aunque hay zonas en las que se pueden ver las capas más superficiales del exoesqueleto y parece que esta línea está formada por una cresta. En otro de los ejemplares, G 17335, que no parece haber sufrido deformación su exoesqueleto, la línea media parece estar en cresta en algunas caras, y en un suave surco en determinadas zonas de otras. En este último caso parece ser causa de la peor conservación de esa zona, donde las costillas transversales parecen interrumpirse para formar ese surco, al contrario que las líneas medias en cresta en donde aquéllas son continuas. Y un factor que creo determinante es la flexibilidad del exoesqueleto y la forma de las caras. Esto explicaría el porqué de algunos especímenes tienen línea media en surco y en cresta en diferentes caras. Sería consecuencia de la concavidad o no de las caras. Lo normal es que sean caras semicóncavas, pero pueden observarse caras casi rectas en las que la línea media está en cresta.

Bajo el nombre de *Conularia inornata* Dana, 1849 figuran cinco especímenes más, los cuales no tienen el surco característico, dividido en dos, que define el género, por lo que los hemos agrupado bajo *Paraconularia* sp. nov. (ver apartado más abajo).

Observaciones:

- Se han podido medir ángulos intercostales de 133° (G 5224) y de 169° (PG 4315) que no se han tenido en cuenta, ya que uno de los ejemplares está tan aplastado que casi tiene sólo dos dimensiones, del molde negativo, y el otro no tiene los dos márgenes de la cara y se ha sacado por una reconstrucción. Lo que sí se puede observar es que estos ángulos son mayores hacia la parte abertural del exoesqueleto.
- La mayoría de los especímenes estudiados se conservan en molde positivo, y se pueden llegar a observar al menos dos capas del exoesqueleto.
- Algunos de estos ejemplares (PG 4264-PG 4265) provienen de la colección de B. Dunstan que fueron adquiridos en 1935 a través del *Museum of Practical Geology* (Londres, Reino Unido). Otros se adquirieron directamente de este último Museo en 1880 (G 17340, G 17368), de la *Geological Society* de Londres en 1911 (PG 4314-PG 4315) y de la *Bath Literary and Scientific Institution* en 1915. Y el espécimen G 5224 fue donado por Sir C. Purdon Clarke en 1889.
- Thomas (1969) estudia un espécimen, USNM 3669c del *National Museum of Natural History (Smithsonian Institution)* (Washington D.C., EE.UU.) (Thomas, 1969 : pl. 150 : figs. 6a-b), que lo agrupa bajo nomenclatura abierta como *Notoconularia levigata* (Morris, 1845) ?, pero él mismo reconoce (Thomas, 1969 : p. 1287) que la ornamentación de la cresta que divide el surco angular es muy parecida a la de la especie *Notoconularia inornata* (Dana, 1849). Así, en vista que es un fragmento, y no se pueden observar la mayoría de las características diagnóstico, sería más apropiado denominarlo con nomenclatura abierta como *Notoconularia* cf. *inornata* (Dana, 1849) y no basarse en su separación en tan sólo su distribución estratigráfica.

***Notoconularia laevigata* (Morris, 1845)**

- * 1845 *Conularia levigata* Morris, p. 290, pl. 18: figs. 9a-b.
1849 *Conularia levigata* Morris, 1845; Dana, p. 710, pl. 10: fig. 9.
non 1866 *Conularia laevigata* Morris, 1845; Salter, p. 354, fig. 19.
1887 *Conularia laevigata* Morris, 1845; Johnston [cop. Morris 1845], p. 18.
non 1907 *Conularia laevigata* Morris, 1845; Slater, p. 17.
1911 *Conularia* cf. *laevigata* Morris, 1845; Laseron, 247-249, pl. 11.
1938 *Conularia levigata* Morris, 1845; Fletcher, 247-248, pl. 25: figs. 10-13, pl. 26: fig. 4.
non 1956b *Paraconularia laevigata* (Morris, 1845); Moore & Harrington, p. F65, figs. 50.7a-d.
1969 *Notoconularia levigata* (Morris, 1845); Thomas [cop. Dana 1849], 1287-1289, pl. 150: figs. 1-5.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia levigata* Morris, 1845 de las Lower Marine beds del Pérmico. Procedente del distrito de Illawarra en Nueva Gales del Sur (Australia). Actualmente perdido. Se supone que figura dentro de la colección de Strzelecki, dentro del NHM, pero no lo está, al igual que el resto de los especímenes estudiados por Morris (1845).

Distribución estratigráfica: Pérmico. En las Lower Marine beds; en la Allandale Formation del Dalwood Group, de la Darlington Limestone; y en la "Erratic Zone", debajo de Darlington Limestone, todas de edad Sakmariense del Cisuraliense (Pérmico).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana. Aparece en las localidades de Harper's Hill y en el distrito de Illawarra, Nueva Gales del Sur (Australia); y Fossil Cliff Quarry, en Maria Island, Tasmania (Australia).

Ejemplares estudiados:

No hay ningún ejemplar de este taxón en el NHM. Por tanto, no se ha podido estudiar de *visu* ningún ejemplar, tan sólo a través de las ilustraciones publicadas por Dana (1849), Laseron (1911) y Thomas (1969). Han sido 9 especímenes de la Allandale Formation del Dalwood Group, en la Darlington Limestone, y en la "Erratic Zone", debajo de Darlington Limestone, todas de edad Sakmariense del Cisuraliense (Pérmico). Y de las localidades de Harper's Hill, Nueva Gales del Sur (Australia); y Fossil Cliff Quarry, en Maria Island, Tasmania (Australia), en el paleocontinente Gondwana. Localizados en *The Australian Museum* (Sidney, Australia) (AM F.25779, AM F.25780, AM F.36590 y AM F.36588), *National Museum of Natural History* (Smithsonian Institution)

(Washington D.C., EE.UU.) (USNM 3669a y USNM 3669b) y Geology Department, *University of Tasmania* (Hobart, Tasmania, Australia) (UTGD 25012, UTGD 25018 y UTGD 81703).

Diagnosis: Surco angular dividido en dos por una cresta donde las costillas transversales alternan. Costillas transversales pueden ser coalescentes o alternar, también, en línea media, siendo, básicamente, coalescentes.

Diagnosis diferencial: Aunque el nombre de esta especie, *C. laevigata*, también sirvió para denominar *Paraconularia salteri* (Fletcher, 1938), se diferencia claramente en el surco angular que caracteriza al género *Notoconularia* Thomas, 1969, además de la ornamentación de las caras, las costillas transversales tan claras que tiene *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845), y no las débiles costillas de la especie ordovícica.

Con respecto a *Notoconularia inornata* (Dana, 1849), la otra especie dentro del género *Notoconularia* Thomas, 1969 que se ha podido estudiar dentro de la colección de conuláridos de Londres, le diferencia la ornamentación del surco angular, la sección transversal, ángulo apical e inclinación de las costillas transversales. Así, *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) tiene el surco angular dividido en dos, pero las costillas no se entrelazan, sino que alternan en la cresta, quedando cada costilla enfrentada a un surco intercostal de las caras; la sección transversal es casi cuadrada o rómbica, pero no rectangular; el ángulo apical es menor, de 3º a 5º, pudiendo llegar a 18º en *Notoconularia inornata* (Dana, 1849); y la inclinación de las costillas transversales es mayor, al menos el doble que la última especie citada.

También se le podría relacionar con *Paraconularia derwentensis* (Johnston, 1887), con la que aparece en las Lower Marine beds del Pérmico de Tasmania. Difiere por un ángulo apical menor, del orden de tres veces menos, mayor dimensión, costillas transversales más finas y cuya densidad es casi constante a lo largo del exoesqueleto con cinco-seis unidades en cinco milímetros y curso de las mismas casi recto.

Por su parte, Hergarten (1985), en su estudio de los conuláridos devónicos de la región del Rhin, relacionó esta especie con la devónica *Holoconularia ornata* (Archiac & Verneuil, 1842), pero difiere fundamentalmente, por un ángulo apical tres veces menor y la no existencia de tubérculos, ni crestas intercostales.

Diagnosis sensu Morris (1845: p. 290): “*Shell smooth, elongate, pyramidal, rectangular, gradually decreasing, two of the faces larger than the other two; faces slightly concave, longitudinally sulcated at the lateral angles, ornamented with equal transverse ridges, forming a slightly obtuse angle in the mesial furrow, where they alternate with each other; ridges terminating at the bottom of the lateral channels, curving slightly upwards, and alternating with each other, producing a slightly granulated ridge*” (Concha lisa, alargada, piramidal, rectangular, disminuye gradualmente, dos de las caras más grandes que las otras dos; caras ligeramente cóncavas, surcadas longitudinalmente en las aristas, ornamentadas con crestas transversales iguales, formando un ángulo ligeramente obtuso en el surco mesial, donde alternan entre ellas; las crestas terminan en el fondo de los canales laterales, curvándose ligeramente hacia arriba, y alternando entre ellas, dando una cresta ligeramente granulada).

Diagnosis sensu Johnston (1887: p. 18): “Shell smooth, elongate, pyramidal, rectangular, gradually decreasing; two of the faces larger than the other two; faces slightly concave, longitudinally sulcated at the lateral angles, ornamented with equal transverse ridges, forming a slightly obtuse angle in the mesial furrow, where they alternate with each other; ridges terminating at the bottom of the lateral channels, curving slightly upwards, and alternating with each other, producing a somewhat granulated ridge, apical angle very acute, not exceeding transverse, striae simple, somewhat sharp, close, and regular-16 in the space of half-an-inch” (Concha lisa, alargada, piramidal, rectangular, disminuye gradualmente, dos de las caras más grandes que las otras dos; caras ligeramente cóncavas, surcadas longitudinalmente en las aristas, ornamentadas con crestas transversales iguales, formando un ángulo ligeramente obtuso en el surco mesial, donde alternan entre ellas; las crestas terminan en el fondo de los canales laterales, curvándose ligeramente hacia arriba, y alternando entre ellas, dando una cresta ligeramente granulada, ángulo apical muy agudo, estrías simples, no sobrepasando la transversal, algo afiladas, cercanas, y regulares, 16 en una pulgada y media).

Diagnosis sensu Thomas (1969: p. 1287): “Large elongate *Notoconularia*, angle of taper 3° - 5° ; cross section nearly square; transverse ribs spaced mainly at 10-11 per cm” (*Notoconularia* grande, alargada, ángulo disminución de 3° - 5° , sección transversal casi cuadrada; costillas transversales espaciadas principalmente 10-11 por cm).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueleto recto. Pueden alcanzar una longitud de 150 milímetros. Están incompletos, faltando ambos extremos. La sección transversal es cuadrangular. Ángulo apical de 3° a 5° . Surco angular ancho, dividido por una cresta en dos. En la misma, las costillas transversales alternan, quedando enfrentadas con los surcos intercostales de la cara adyacente. Las caras tienen una ligera concavidad hacia el exterior del exoesqueleto. La línea media tiene forma de cresta muy suave gracias a la convergencia de las costillas transversales en la misma. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación de este taxón la forman las costillas transversales, las cuales suelen ser, mayoritariamente, coalescentes en la línea media de las caras, y alternan en el surco angular. La continuidad de las costillas transversales en la línea media es mayor en la región apical. La densidad de las mismas está alrededor de las 5 unidades en cinco milímetros, llegando a tener algo más de seis en la región apical. La inclinación de las costillas transversales es de 12° . Su forma es ligeramente curvada, con un pequeño recurvamiento adabertural en los flancos del surco angular. El tipo de conexión es de curva angulosa. El ángulo intercostal es de 151° .

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Debido a que el tipo de Morris (1845) está actualmente en paradero desconocido y, según Thomas (1969), a publicaciones posteriores de Dana (1849), Fletcher (1938) y Laseron (1911), de *Conularia laevigata* Morris, 1845 y *Conularia* cf. *laevigata* Morris, 1845, en las que se describen ejemplares con dicho surco, que ningún otro género tiene, Thomas (1969) erige un nuevo género, *Notoconularia* Thomas, 1969, para incluir esta especie y otras dos más que figuraban bajo *Conularia* Miller in Sowerby, 1821 y *Paraconularia* Sinclair, 1940: *Conularia inornata* Dana, 1849 y *Paraconularia tenuistriata* (McCoy, 1855) respectivamente.

Esta especie pérmica, *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845), se distingue de la triásica, *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov., por la forma de las costillas transversales que se sitúan en la cresta que divide el surco angular en dos, alternando, con lo que quedan enfrentadas a los surcos intercostales de la cara adyacente. Esta diferencia es la que ha hecho que se distinga *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov. de la especie que estamos tratando, ambas con una cresta en el surco angular, dividiéndole en dos.

En la descripción de Thomas (1969) se hace hincapié en la forma de dicho surco angular, pero no en la condición en la que las costillas transversales se emplazan en la cresta que divide a este surco, asumiendo una posible variación dentro de la misma especie (Thomas, 1969: pl. 150: figs. 6a-b, 7), como es el entrelazado de las costillas transversales en la zona media de la cresta del surco angular. Pero, desde aquí se cree que el emplazamiento de las costillas transversales sobre la cresta del surco angular, es suficiente para erigir otra especie.

Observación:

- Se han podido estudiar nueve especímenes a través de las figuras publicadas. Actualmente se localizan en: *The Australian Museum* (Sidney, Australia) (AM F.25779, AM F.25780, AM F.36590 y AM F.36588); *National Museum of Natural History (Smithsonian Institution)* (Washington D.C., EE.UU.) (USNM 3669a y USNM 3669b); y Geology Department, *University of Tasmania* (Hobart, Tasmania, Australia) (UTGD 25012, UTGD 25018 y UTGD 81703).

***Notoconularia neozeolandensis* sp. nov.**

(Lámina 27: figuras 1-2)

. v 1918 *Conularia* cf. *laevigata* Morris, 1845; Trechmann, p. 189, pl. 18: fig. 1.

Derivatio nominis:

Se debe a haber aparecido en Nueva Zelanda.

Serie tipo:

Holotipo: *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov. de la Carnian Formation, Triásico Superior. Procedente de la localidad de Otamita, en Hokonui Hills (Nueva Zelanda). Se localiza en el NHM con la sigla: G 37495 (lámina 27: figs. 1-2). Fue previamente descrito y figurado por Trechmann (1918: p. 189, pl. 18: fig. 1) como *Conularia* cf. *laevigata* Morris, 1845. Este espécimen fue recogido y donado al Museo por el propio Dr. C. T. Trechmann en noviembre de 1925.

Distribución estratigráfica: En la Carnian Formation, del Triásico Superior.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, en la localidad de Otamita, Hokonui Hills (Nueva Zelanda).

Ejemplares estudiados:

Hay un único ejemplar de este taxón, con molde positivo y negativo, de la Carnian Formation, del Triásico Superior. En la localidad de Otamita, Hokonui Hills (Nueva Zelanda). Con la sigla G 37495. Fue recogido y donado al Museo por el Dr. C. T. Trechmann en 1925.

Diagnosis: Surco angular dividido por una cresta. Ésta atravesada por costillas transversales. Costillas se dirigen desde línea media a flancos del surco angular, donde sufren un pequeño repliegue adabertural, para atravesar posteriormente la cresta, sin sufrir discontinuidad alguna. Costillas coalescentes en línea media.

Diagnosis diferencial: Obviamente se le puede relacionar con la especie pérmica *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) de la que se diferencia por la continuidad, y no alternancia, de las costillas transversales en la cresta que divide el surco angular.

Diagnosis sensu Trechman (1918: p. 189): “*The section seems to be more or less square or rectangular. In most of its features this Conularia resembles C. laevigata Morris from the Permo-Carboniferous of Australia, which also occurs in beds of similar age in the Salt Range. In the fineness of its striae it recalls also C. tenuistriata McCoy*” (La sección parece ser más o menos cuadrada o rectangular. En la mayoría de las características esta *Conularia* se parece a *C. laevigata* Morris del Permo-Carbonífero de Australia, la cual también aparece en capas de similar edad en Salt Range. En la finura de sus estrías recuerda también a *C. tenuistriata* McCoy).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueleto recto. El único espécimen tiene 158 milímetros de longitud y 20 milímetros de ancho. Éste está incompleto, tanto en su molde positivo, como en el negativo, faltándole ambos extremos. Pudiendo haber alcanzado los 261 milímetros de longitud y 22 milímetros de ancho, con lo que tendría una relación longitud/anchura aproximadamente de doce. La sección transversal es rómbica. Ángulo apical de 5°. Surco angular ancho, dividido por una cresta en dos. Éstos, al igual que la cresta, están atravesados por las costillas transversales. El ancho del surco angular oscila entre 2,12 y 2,55 milímetros. Las caras tienen una ligera concavidad hacia el exterior del exoesqueleto. La línea media tiene forma de cresta muy suave gracias a la convergencia de las costillas transversales en la misma. En la región próxima al ápice apenas se distingue dicha línea media. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación de este taxón la forman las costillas transversales, muy finas, las cuales suelen ser coalescentes, tanto en la línea media de las caras como en el surco angular. El ancho de las costillas es de 0,28 milímetros. En la región apical tienen tal continuidad en la línea media, que apenas hay un cambio de dirección en la misma. La densidad de las mismas está alrededor de las cuatro unidades en cinco milímetros, siendo ligeramente menor en la parte más abertural, y ligeramente mayor en la apical. La inclinación de las costillas transversales es de 36°. Su forma es

principalmente recta, pero en las proximidades a la región apical, no hay casi cambio en la dirección de las costillas, a la altura de la línea media, formando un arco más abierto que en el resto del exoesqueleto. El tipo de conexión es de curva angulosa. El ángulo intercostal es de 135°. Los surcos intercostales tienen un ancho de 0,92 milímetros, más del triple de lo que miden las costillas transversales.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Esta especie triásica, *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov., se caracteriza por la ornamentación de la cresta que divide el surco angular en dos. Dicha ornamentación está formada por costillas transversales que son coalescentes en el surco angular, diferenciándose de la especie pérmica, *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845), en la que alternan las costillas transversales en esa cresta.

Se puede confirmar que este ejemplar al que hemos tenido acceso en la colección de conuláridos del NHM, pertenece al género establecido por Thomas (1969). Acorde con la etiqueta que tiene el espécimen, es el que describió y figuró Trechmann (1918), y posteriormente donó en 1925. Pero la figura y la descripción no coinciden con el ejemplar. Difiere en el tamaño y en la sección transversal. Nuestro espécimen tiene mayor dimensión y tiene una clara sección transversal rómbica. Puede que Trechmann (1918) donase este ejemplar y se refiriese al mismo, por analogía, con el que denominó *Conularia* cf. *laevigata* Morris, 1845, con lo que las diferencias se debrían, posiblemente, al desarrollo ontogénico del organismo y a la deformación del ejemplar.

Coincide básicamente con la descripción dada por Thomas (1969) de *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) y con las figuras de la misma, diferenciándose tan sólo con el paso, y no alternancia, de las costillas transversales por la cresta que divide el surco angular. Esta es la razón por la que se ha diferenciado esta especie de los ejemplares agrupados como *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) por Thomas (1969).

Observaciones:

- La continuidad de las costillas transversales a su paso por la cresta que divide el surco angular hace que esta especie sea distinta del resto y debido al estado de conservación del ejemplar se puede decir con rotundidad que no es ningún efecto tafonómico.
- Sólo se ha registrado un espécimen de esta especie, y es uno de los dos registrados a nivel mundial, en el Triásico Superior, junto con *Conularia stroemeri* Osswald, 1818, cuyo ejemplar tipo AS I 1173 se localiza en el Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie de Munich.

Género ***Paraconularia*** Sinclair, 1940

* 1940a *Conularia (Paraconularia)* Sinclair, 73-74.

1956b *Paraconularia* Sinclair, 1940; Moore & Harrington, p. F65.

1985 *Paraconularia* Sinclair, 1940; Hergarten [cop. Sinclair 1940], p. 277.

1986b *Paraconularia* Sinclair, 1940; Babcock & Feldmann, p. 412.

1987b *Paraconularia* Sinclair, 1940; Babcock *et al.* [cop. Babcock & Feldmann 1986b], p. 220.

Especie tipo: *Conularia inaequicostata* De Koninck, 1883 (De Koninck, 1883: p. 223).

Distribución estratigráfica: Desde el Ordovícico Medio al Triásico Superior. Aparece en las unidades litoestratigráficas que figuran en el cuadro siguiente, por épocas/subperíodos.

Época / Subperíodo	Litoestratigrafía
Triásico Superior	Formación desconocida en el Rhetiense Formación desconocida en el Carniense
Lopingiense	Upper Marine beds Zechstein Formation
Guadalupiense	Upper Marine beds
Cisuraliense	Anthrakolithischen Schichten Copacabana Formation Formación Río Genoa Formación Mojón de Hierro Letham Formation Lower Marine beds <i>Terrakea concavum</i> Zone
Pennsylvaniense	Cisco Group Coal Measures Finis Shale Iola Formation Kanawha Black Flint Tackett Formation Transition-Limestone, Millstone Grit Series Wewoka shale Formation Whitt Formation
Mississippiense	Akkudul Formation Bernician Redesdale I Shale Burlington Limestone Calcareous Sandstone Measures Cam Beck Shales Cameron Creek Shale del Big Snowy Group Cape Barre beds (= Cape Bon Ami Formation) Chemung beds

	<p> Chester Group Chouteau Limestone Codroy Group Culm Edwardsville Formation Englewood Formation Fayetteville Formation Fort Payne Formation Glen Dean Limestone (= Lower Tar Springs Formation) Golconda Formation (=Indian Springs Member de la Big Clifty Formation) Hannibal Shale Harrodsburg Limestone Head Formation Keokuk Formation (=Borden Group) Kinderhookian Formation (=Cuyahoga Formation) Knob o Knobstone Shale (= Borden Group) Logan Formation Lower Carboniferous Limestone Maliman Formation Menard Limestone Michigan Formation New Providence Formation Oberer Kohlenkalk Pennington Formation Renault Limestone Rocky River bed Rundle Formation Salem Limestone St. Louis Group (Spergen Formation) Viseense Warsaw Formation Waverly Group (Cuyahoga Formation) Windsor Group </p>
Devónico Superior	<p> Chagrin Shale Denay Limestone Englewood Formation Ibergerkalk Iquiri Formation Ohio Formation Pilton Group Wellsville Formation </p>
Devónico Medio	<p> Alpena Limestone Posiblemente en la Huamampampa Formation Selscheider Schiefer Sicasica Formation Stringocephalenkalk </p>
Devónico Inferior	<p> Belén Formation Bokkeveld Beds Conularienschichten Icla Formation Lila Formation Ponta Grossa Formation Sicasica Formation </p>

	Posiblemente en la Huamampampa Formation
Ludlow	Brachiopodskiffernen Borensult Niagara (Rochester) Shale <i>Pterygotus</i> beds
Wenlock	Höglint Beds Wenlock Limestone
Ordovícico Superior	Bala Trilobite Zone Acton Scott Beds
Ordovícico Medio	Chasmopskalk Macrourus-kalken Östersjö-kalk Trenton Group Viola Limestone

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes: Avalonia, Báltica, S de China, Gondwana (regiones: Antártida, Andes Centrales, Armórica, Australia, Cordillera Oriental, Cuenca Paraná, Escudo Brasil, Hoggar, India, Occidentalia, Sudáfrica, y Turingia), Kazajstán, Laurencia y Siberia. Las localidades se reparten acorde al siguiente cuadro:

<i>Paleocontinente</i>	<i>País</i>	<i>Localidad</i>
Avalonia	Alemania	Hof, Oberfranken
	Bélgica	Tournay Visé, Lotz
	Canadá	Aguathuna Quarry, Port au Port Peninsula (Terranova) Cape Barre (Québec) Cape Dauphin (Nueva Escocia) Colchester (Nueva Escocia) Devon Island (Nunavut) Gravels, Port au Port (Terranova) Harts (Nueva Escocia) Irish Cove, Cape Breton (Nueva Escocia) Lead Cove, Port au Port Bay (Terranova) Magdalen Island (Québec) Maxner Point (Nueva Escocia) New World Island, Portraney Port (Terranova) Windsor (Nueva Escocia)
	Reino Unido	Aldon, Shropshire (Inglaterra) Bewdley, Worcestershire (Inglaterra) Billingham (Inglaterra) Blaendinan, Llandrillo, O Corwen, Merionethshire (Gales) Bolland, Yorkshire (Inglaterra) Bristol (Inglaterra) Bryn-Melyn, cerca de Bala, Merionethshire, (Gales) Bwlch-y-gasey, S Corwen, Merionethshire (Gales) Coalbrookdale, Ironbridge, Shropshire (Inglaterra) Codden Hill, Barnstaple, Devonshire (Inglaterra) Derbyshire (Inglaterra) Eccup, Yorkshire (Inglaterra) Far House Barn, Settle, Yorkshire (Inglaterra) Farlow, Shropshire (Inglaterra) Frankmarsh, Barum, Devonshire (Inglaterra) Gretton, Northamptonshire (Inglaterra) Hardrow Sear, Yorkshire (Inglaterra) Hodder, Lancashire (Inglaterra) Keswick, Westmmorland (Inglaterra) Ledbury Dome, Herefordshire (Inglaterra) Lowick (Inglaterra) Martley, Worcestershire (Inglaterra) Mocktree, Shropshire (Inglaterra) Modeley, Shropshire (Inglaterra) Norbury, Bishops Castle, Shropshire (Inglaterra) Oreton, Shropshire (Inglaterra) Parklane, Shropshire (Inglaterra) Redesdale, Northumberland (Inglaterra) Ribblehead, Yorkshire (Inglaterra) Salop, Shropshire (Inglaterra) Shap, Cumbria (Inglaterra) Sheldenton, Shropshire (Inglaterra)
	Irlanda	Dublin

Báltica	Alemania	Bodensteiner Ley, O Villmar en Lahn, Hessen, Renania Braubach, Villmar, Renania Eberswalde, Brandemburg Geschieben, Rixdorf en Kiel, Renania Grund, NO Harz Ibergerkalke de Grund, Montañas de Harz Latenbach, Renania Mecklenburg Rospe, N Rhin, Westfalia Winterberg, NO Harz
	Estonia	Oddalem, Kegel
	Moldavia	Chotim, Besarabia
	Noruega	Hovedön, Oslo
	Rusia	Baitungan, E de Kamishla (Samara) Moscow Syneclise (Plataforma rusa)
	Suecia	Böda (Öland) Borensult, Östergötland (Gotland) Kyrkviken, Eksta Lansa, Fårön Lauterhornsvik (Gotland) Rabeck (Öland) Saxriv (Gotland) Svarven (Gotland) Snäckgärdet, Visby (Gotland) Sund, Börstils, Bottnicum (Upland) Vattenfallet, Visby (Gotland)
Gondwana	Alemania	Ilmenau (Turingia)
	Argentina	Cañadón Hondo, O Laguna de Agnia (Chubut) Cuenca de Río Blanco (San Juan) Ferraroti, Chubut (Cuenca Tepuel-Genoa) Puesto La Carlota, Tecka, Chubut, (Cuenca Tepuel-Genoa)
	Australia	Bowen Basin (Queensland) Branxton (Nueva Gales del Sur) Farley (Nueva Gales del Sur) Maitland Coalfield (Nueva Gales del Sur) Monte Wellington (Tasmania) Ravenswood (Nueva Gales del Sur) Raymond Terrace (Nueva Gales del Sur) Stony Creek (Nueva Gales del Sur)

	Bolivia	Altiplano (Oruro) Belén (La Paz) Carangas, Anticlinal de Andamarca (Oruro) Cerro Cieloma, Belén (La Paz) Cochabamba (Cochabamba) Icla (Chuquisaca) Monteaguda, El Rosal (Chuquisaca) Padilla (Chuquisaca) Patacamaya, Sapahaqui (La Paz) Presto (Chuquisaca) Pujrivi (La Paz) Quebrada Chullpanimayu, Apillapampa (Cochabamba) Quebrada Hiskachili, Belén (La Paz) Quebrada Millumayu, Tarabuco (Chuquisaca) Samaipata (Santa Cruz) Sapahaqui (La Paz) Sobosobo (La Paz) Sucre (Chuquisaca) Tarija (Tarija)
	Brasil	Paraná Tybagy (Sao Paulo)
	Chile	Quebrada Zorritos Salar de Atacama (Antofagasta)
	Francia	Milhau, Avéyron
	Reino Unido	Fox Bay (Islas Malvinas)
	India	Punjab
	Mauritania	Gevin
	Nigeria	Djado Basin
	Nueva Zelanda	Desconocida
	Pakistán	Chel Hill, Saltrange
	Perú	Desconocida
	Sudáfrica	St. Francis Bay, Cabo de Buena Esperanza Cedarberg Hex River
	Uruguay	Desconocida
Kazajstán	Kazajstán	Karaganda Basin (Kazajstán) Donets Basin (Berchogur) Mugodzhary
Laurencia	Canadá	Athabasca River, La Saline (Alberta) Grimsby (Ontario) Hamilton (Ontario) Job Creek (Alberta) Lake Minnewanka (Alberta) Mt. Hosmer (British Columbia)

	EE.UU.	<p>Adair, Mayes (Oklahoma) Alabaster (Michigan) Alpena (Michigan) Alton (Illinois) Arkansas Bagdad, Licking (Ohio) Baltimore, Martin (Indiana) Boonville (Missouri) Broadview Heights, Summit (Ohio) Brownwood, Brown (Indiana) Burlington, Iowa Caldwell (Kentucky) Canyon, Sierra Diablo (Texas) Carthage (Missouri) Columbia (Missouri) Crawfordsville (Indiana) Cuyahoga Gorge, en Akron, Summit (Ohio) Cuyahoga River, Summit (Ohio) Daniel Boone National Forest, Bath (Kentucky) Deadwood, Lawrence (Dakota) Delpine, Meagher (Montana) Easley, Missouri Edwardsville, Indiana Elizabethtown, Kentucky Ellettsville, Monroe (Indiana) Eureka District (Nevada) Fergus (Montana) Flint Ridge (Ohio) Florence (Alabama) Graham, Young (Texas) Hall, Almond (Nueva York) Hall, Wellsville (Nueva York) Hardin Copunty (Kentucky) Henryhouse Creek, Arbuckle Mountains (Oklahoma) Hickman (Tennessee) Holdenville (Oklahoma) Hulls Gap (Kentucky) Jacksboro, Jack (Texas) Jackson (Kentucky) Johnson (Kansas) Kansas City (Missouri) Keokuk (Iowa) "Keyes site", Skyline (Alabama) Landfill, Broadview Heights, Sciotoville (Ohio) Le Grand (Iowa) Lockport (Nueva York) Lodi, Medina (Ohio) London, Madison (Ohio) Loudonville, Ashland (Ohio) Madison (Illinois) Marion (Kentucky) Marigold (Illinois) Medina, Ashland (Ohio) Mill Creek, Camp Koinonia (Ohio)</p>
--	--------	---

		<p> Mill Creek, en Hidden Valley, Lake (Ohio) Mill Creek, Ross Road, Ashtabula (Ohio) Montgomery (Indiana) Morehead, Rowan (Kentucky) Muncie, Wyandotte (Kansas) Nuevo México New Albany (Indiana) New Providence, Indiana Okfuskee (Oklahoma) Pawnee Road, en Lodi, Medina (Ohio) Pettis (Missouri) Pike (Illinois) Potter's Creek Dome, Fergus (Montana) Providence, Missouri Pumpkin Creek, Montgomery (Kansas) Putnam (Tennessee) Quarry Rock, en Bentleyville, Cuyahoga (Ohio) Queen Shoals (Virginia) Randolph (Illinois) Red Hill, Eureka (Nevada) Richfield, Cuyahoga (Ohio) Richland (Ohio) Rushville (Ohio) Sciotoville, Scioto (Ohio) Sedalia (Missouri) South Chagrin Reservation, Bentleyville (Ohio) Spergen Hill (Indiana) Stebbins Gulch, en Holden Arboretum, Geauga (Ohio) St. Louis, Louisville (Kentucky) Sylvania (Ohio) Trenton Falls, Oneida (Nueva York) Wasatch Mountains (Utah) Wellsville (Nueva York) Wewoka (Pennsylvania) Weymouth, Medina (Ohio) Wooster (Ohio) Wyandotte, Ottawa (Oklahoma) </p>
	Reino Unido	<p> Carluke, Lankarshire (Escocia) Dow Hill, Girvan, Ayrshire (Escocia) Etie, Fifeshire (Escocia) Glencarholm, Eskdale, Dumfriesshire (Escocia) Roscobie, Fifeshire (Escocia) Thorneybank, Glasgow, Renfrewshire (Escocia) Thornliebank, Glasgow, Renfrewshire (Escocia) Williamswood, Glasgow, Renfrewshire (Escocia) </p>
S de China	R. P. China	Desconocida
Siberia	Rusia	<p> Urales del Norte Kyikyshew-Region </p>

Ejemplares estudiados:

Hay 250 ejemplares de este género. Hay ejemplares desde el Ordovícico Medio hasta el Lopingiense. El período que tiene más representantes en esta colección es el Carbonífero, y fundamentalmente en el Mississippense.

Las localidades por paleocontinentes donde aparecen son las siguientes:

En Avalonia: Tournay y Visé (Bélgica); Bwlch-y-gasey y Blaendinan en Merionethshire (Gales); Aldon, Coalbrookdale, Farlow, Modeley, Mocktree, Norbury, Oretton y Sheldenton, en Shropshire (Inglaterra); Bewdley, Martley, en Worcestershire (Inglaterra); Codden Hill, Frankmarsh en Devonshire (Inglaterra); Eccup y Ribblehead, en Yorkshire (Inglaterra); Far House Barn, en Yorkshire (Inglaterra); Gretton, en Northamptonshire (Inglaterra); Hodder, en Lancashire (Inglaterra); Keswick, en Westmorland (Inglaterra); Ledbury Dome, en Herefordshire (Inglaterra); Redesdale, en Northumberland (Inglaterra); Billingham, en Durham (Inglaterra); en Derbyshire (Inglaterra); y Dublín (Irlanda).

En Báltica: Oddalem (Estonia); Winterberg y Grund (Alemania); Baitungan (Rusia); y Rabeck (Suecia).

En Gondwana: St. Francis Bay, Hex River y Cedarberg (Sudáfrica); Icla (Bolivia); Raymond Terrace y Ravenswood en Nueva Gales del Sur (Australia), Islas Malvinas (Reino Unido).

En Laurencia: Grimsby en Hamilton (Ontario); Crawfordsville y Ellettsville (Indiana); Lockport (estado de Nueva York); Holdenville y Wyandotte (Oklahoma); Carluke, en Lankarshire (Escocia); Dow Hill, en Ayrshire (Escocia); Eskdale, en Dumfriesshire (Escocia); Etie y Roscobie, en Fifeshire (Escocia); y Thorneybank y Thornliebank, en Renfrewshire (Escocia).

De todos los especímenes sólo están determinados con nomenclatura abierta seis de ellos y genéricamente tres (41601, G 11798, PG 4316).

Diagnosis: Fuertes costillas transversales, que en la línea media cambian de dirección, alternando o coincidiendo. Ángulo apical pequeño, menor de 24°, a excepción de *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) (36°). Surco angular, profundo y ancho, ornamentado con costillas transversales que se interrumpen, alternando. Costillas transversales pueden portar tubérculos. Tipo de conexión arco gótico, e incluso arco gótico flexionado, y curva angulosa.

Diagnosis sensu Sinclair (1940a: p. 74): “*Shell usually large; transverse ribs strong, distant, faintly tuberculated, bending abruptly towards the apertura at the corner grooves; longitudinal striae rarely present never well developed; mid-line of the faces indicated only by the change in direction of the transverse ribs*” (Concha normalmente grande; fuertes costillas transversales, distantes, débilmente tuberculadas, que se curvan abruptamente hacia la abertura en los surcos angulares; estrías longitudinales raramente presentes y nunca bien desarrolladas; línea media de las caras indicada sólo por el cambio de dirección de las costillas transversales).

Diagnosis sensu Moore & Harrington (1956b: p. F65): “*Transverse ribs moderately strong, sometimes faintly tuberculate, abruptly bent adaperturally at the edges on corners furrows. Midline on faces indicated only by slight deflection of ribs along it*” (Costillas transversales moderadamente marcadas, a veces débilmente tuberculadas, abruptamente curvadas en los flancos de los surcos angulares. Línea media de las caras indicada sólo por una ligera curvatura de las costillas a lo largo de la misma).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera o birradial. Se han observado algunos especímenes, en diferentes especies (*Paraconularia acuta* [Roemer, 1843], *Paraconularia africana* [Sharpe, 1856], *Paraconularia raymondiensis* sp. nov., *Paraconularia tenuis* [Slater, 1907]), con una ligera torsión de la región apical del exoesqueleto menor de 14°. La longitud es muy variada, de unos siete hasta 200 milímetros, y el ancho de unos 5 a 50 milímetros. Con lo que tienen una relación longitud/anchura entre 1,83 y 5,40. La sección transversal es muy variada, desde triangular, e incluso hexagonal, a cuadrada, rómbica o rectangular. El ángulo apical suele oscilar entre 9° y 28°, aunque hay especies con especímenes que lo tienen algo menor o mayor (7° y 39° pueden tener especímenes de *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) y *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) respectivamente). Surco angular característico, con costillas transversales que atraviesan el surco, pudiendo ser coalescentes o no. Este surco es profundo y ancho. Las caras pueden ser desde ligeramente cóncavas a convexas, y siempre ornamentadas. La línea media está marcada, fundamentalmente, por el cambio de dirección de las costillas transversales en dicha zona. En el caso particular de ser coalescentes, la línea media es marcada por el punto de inflexión. También puede estar contrastada por un engrosamiento del exoesqueleto, o puede formar un ligero surco. No tienen líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales primordialmente y, puede, o no, tener tubérculos y crestas intercostales adapicales y adaberturales. Las costillas transversales pueden alternar o ser coalescentes en la línea media, y alternantes en el surco angular. Según un estudio de Babcock & Feldmann (1986a: p. 376), el 60% de las costillas alternan en la línea media, y el resto son coalescentes. Tienen una densidad normalmente entre dos y 23 unidades en cinco milímetros, aunque hay una especie descrita dentro de este género que llega a tener de 125 a 135 unidades en cinco milímetros, *Paraconularia bertshoguriensis* Vorozhbitov & Alekseev, 1992, pero que no se ha podido estudiar dentro de la colección británica. La región apical es en la que se registra la mayor densidad, siendo ligeramente superior a la abertural. El tipo de conexión es preponderantemente curva angulosa y arco gótico. La inclinación de estas costillas es de 7° a 27°. La forma es arqueada, y de una manera mucho más explícita en los flancos del surco angular. Tienen un tipo de conexión en arco gótico o curva angulosa. Se han observado especímenes que alternan la conexión en curva angulosa con arco gótico flexionado apicalmente (*Paraconularia africana* [Sharpe, 1856]). El ángulo intercostal está entre 118° y 160°. Se han citado costillas longitudinales en *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883), pero en los especímenes del NHM no se han observado. En caso de tener tubérculos y crestas intercostales, tienen una densidad habitualmente de cuatro a 30 unidades en cinco milímetros, aunque se han medido en una especie que no figura en la colección estudiada,

descrita por Winchell (1871), *Paraconularia newberryi* (Winchell, 1871), de 35 a 75 unidades en cinco milímetros.

Los surcos intercostales son, como mínimo, tan anchos como una costilla y media, y pueden llegar a ser casi el cuádruple de anchos de las costillas transversales.

Hay especies con septos y carinas. Las terminaciones aberturales son lobuladas.

Discusión: Se puede decir que es muy raro encontrar ejemplares con simetría no tetrámera dentro de este género, como es el caso de dos especímenes aislados, uno de *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) y otro de *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860). Indudablemente, serían casos teratológicos. McKinney *et al.* (1995) asumen que los ejemplares con sección transversal hexagonal se deban a la reproducción por brotes. De las dos especies citadas, es *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860) la que se ha descrito con seis caras. En el caso de no ser teratológico se habrían citado más ejemplos. Así, en un estudio llevado a cabo por Babcock *et al.* (1987a) sobre 5000 conuláridos de todo el mundo, sólo se ha observado ese ejemplar con sección transversal hexagonal. Por otra parte, se ha descrito otro espécimen de Conulariidae, *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856), con una simetría triangular (Kiderlen, 1937). Es indudable, también, que tiene que ser otro caso teratológico, y la razón sería la misma, el que se habrían encontrado y/o citado más casos. Aunque Babcock *et al.* (1987a) reconocen haber estudiado 160 especímenes de *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) y 1100 de otros taxones, también del Devónico de Bolivia, admiten que el no encontrar simetría tetrámera son casos muy excepcionales o se deben a deformaciones *postmortem*. Es evidente, acorde a las figuras fundamentalmente, que estas secciones transversales, hexagonal y triangular, no son consecuencia de deformaciones *postmortem*, ya que habría afectado también a la ornamentación y estructura del exoesqueleto.

Según Sinclair (1940a), este taxón, y concretamente su especie tipo, *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883), puede tener ocasionalmente costillas longitudinales. En ninguno de los ejemplares estudiados se ha observado claramente este tipo de costillas. Pero, sí se ha podido vislumbrar que la unión de las distintas crestas intercostales contiguas longitudinalmente, podría dar lugar a la formación de las costillas longitudinales.

Observaciones:

- Sinclair (1940a: p. 74) erigió una especie de referencia para Norteamérica: *Conularia blairi* Miller & Gurley, 1893 del Mississippense (Carbonífero), cuyo lectotipo es el UCGM 3985 del *Cincinnati Museum Center* (University of Cincinnati, Ohio, EE.UU) (Babcock & Feldmann, 1986b: p. 412).
- Lo normal es que los especímenes de este taxón tengan longitudes alrededor de los 100 milímetros, pero se han citado algunos ejemplos de Ohio, que llegan a medir 200 milímetros (Babcock, 1996: p. 67).
- Babcock & Feldmann (1986a: p. 372; 1986b: p. 412) consideran a *Adesmoconularia* Driscoll, 1963 sinónimo del género que nos ocupa, pero desde aquí se duda de tal

sinonimia a juzgar por las ilustraciones publicadas por Driscoll (1963), en las que difiere fundamentalmente por el surco angular y recurvamiento de las costillas transversales al llegar a los flancos del mismo.

Especies que incluye la colección del NHM:

<i>Paraconularia acuta</i> (Roemer, 1843)	(*)
<i>Paraconularia acutilirata</i> (Fletcher, 1938)	(*)
<i>Paraconularia africana</i> (Sharpe, 1856)	(*)
<i>Paraconularia complanata</i> (Slater, 1907)	
<i>Paraconularia crawfordsvillensis</i> (Owen, 1862)	(*)
<i>Paraconularia crustula</i> (White, 1880)	(*)
<i>Paraconularia derwentensis</i> (Johnston, 1887)	(*)
<i>Paraconularia inaequicostata</i> (De Koninck, 1883)	(*)
<i>Paraconularia irregularis</i> (De Koninck, 1842-1844)	(*)
<i>Paraconularia laeae</i> sp. nov.	(*)
<i>Paraconularia maculosa</i> (Slater, 1907)	(*)
<i>Paraconularia missouriensis</i> (Swallow, 1860)	
<i>Paraconularia quadrisulcata</i> (Sowerby, 1821)	(*)
<i>Paraconularia ravenswoodi</i> sp. nov.	(*)
<i>Paraconularia raymondi</i> sp. nov.	(*)
<i>Paraconularia salteri</i> (Fletcher, 1938)	(*)
<i>Paraconularia subtilis</i> (Salter, 1855)	(*)
<i>Paraconularia tenuis</i> (Slater, 1907)	(*)
<i>Paraconularia ulrichana</i> (Clarke, 1913)	
<i>Paraconularia</i> aff. <i>inornata</i> (Dana, 1849)	(*)

(*) especies que se han estudiado.

***Paraconularia acuta* (Roemer, 1843)**

(Lámina 27: figuras 3-4)

* 1843 *Conularia acuta* Roemer, p. 36, pl. 10 : figs. 12a-c, 13.

1987b *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843); Babcock *et al.*, 222-223.

Serie tipo :

De la colección de Roemer (1843) hay dos sintipos de la que elegimos el ejemplar (Roemer, 1843: p. 36, pl. 10: figs. 12a-c) como lectotipo. El otro pasa, por tanto, a paralectotipo.

Lectotipo: *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843) del Devónico Superior de Harz (Alemania). Descrito y figurado por Roemer (1843: p. 36, pl. 10: figs. 12a-c). No se ha localizado en los organismos consultados.

Paralectotipo: *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843) del Devónico Superior de Harz (Alemania). Descrito y figurado por Roemer (1843: p. 36, pl. 10: fig. 13). No se ha localizado en los organismos consultados.

Distribución estratigráfica: Del *Ibergerkalk*, época Devónico Superior.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Báltica y puede que en Gondwana. En Báltica, dentro de la región de Harz, en Winterberg y Grund (Alemania). Y en Gondwana aparece eventualmente en los Andes Centrales, en Icla, departamento de Chuquisaca (Bolivia).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de este taxón. Ambos son del *Ibergerkalk*, época Devónico Superior. De las localidades de Winterberg y Grund, al NO de Harz (Alemania), con las siglas: G 19558 y G 19559.

Diagnosis: Surco angular atravesado por costillas transversales que alternan. Ángulo apical oscila entre 8º y 16º. Línea media marcada por cambio de dirección de finas costillas transversales.

Diagnosis diferencial: Es indiscutible que se le ha relacionado e incluso confundido con *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913), pero se diferencia en ángulos apicales y ángulos intercostales mayores, tipo de conexión de las costillas transversales, que en *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843) varía dentro del mismo ejemplar de arco gótico a curva flexionada, y en *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) es únicamente tipo curva flexionada, y por último en la existencia de tubérculos en esta última especie citada.

Otra especie con la que se le puede relacionar es con *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844), aunque ésta es carbonífera, y no devónica como *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843). Se diferencian por el menor ángulo apical y ligeramente menor inclinación de las costillas transversales en *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera o birradial. Uno de los especímenes (G 19559) tiene un recurvamiento de 14º en la parte proximal del exoesqueleto. Son dos especímenes incompletos, sin ápice ni terminaciones aberturales, en moldes positivos. La longitud de los mismos está entre 18 y 27 milímetros; y el ancho entre 9,6 y 17 milímetros. Reconstruyendo estos ejemplares la longitud estaría entre 51,92 y 77 milímetros; y el ancho entre 9,6 y 20 milímetros. Relación longitud/anchura fluctúa entre 3,75 y 5,40. Se pueden observar, en uno de los especímenes (G 19558), al menos dos capas en el exoesqueleto, manteniendo la más superficial del mismo, con un brillo seminacorado característico. Sección transversal rectangular en el único ejemplar en el que se puede observar (G 19559), ya que el otro tiene

sólo una de las caras. El ángulo apical mínimo es de unos 8,5°, puede que llegase a 10°, y como máximo se ha medido 16,5°. Surco angular ancho y poco profundo, con flancos romos. Está ornamentado con costillas transversales que parecen ser coalescentes, aunque no se puede asegurar debido al estado de conservación del surco angular. Las caras son planas. Línea media apenas marcada por el cambio de dirección de las costillas, o por una ligera tonalidad oscura en esta zona de la línea media. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Los únicos elementos ornamentales que se han observado son las costillas transversales. Éstas pueden alternar y/o ser coalescentes en la línea media. Así, en un mismo ejemplar (G 19559) se pueden observar las costillas coalescentes en la parte superior e inferior, y alternantes en la parte media del exoesqueleto. En el caso del otro espécimen son totalmente continuas, sin tener casi un punto de inflexión en la línea media, marcándose ésta por una coloración más oscura. Las costillas cuando llegan al flanco del surco angular sufren un ligero recurvamiento adabertural y alternan con las de la cara adyacente. El espécimen en cuestión tiene muy desgastados los márgenes faciales y los surcos angulares, pudiendo, apenas vislumbrar las costillas a su paso por los mismos. La densidad de las costillas transversales oscila entre cinco y nueve unidades en cinco milímetros en la región adabertural, y entre siete y 14 en la adapical. La inclinación de estas costillas está entre 6° y 10°. La forma es arqueada, con un tipo de conexión curva angulosa en todo el exoesqueleto en uno de los ejemplares (G 19558) y de tipo curva angulosa en la parte superior e inferior, y curva flexionada en la parte media del exoesqueleto en el otro espécimen (G 19559). El ángulo intercostal está entre 144,5° y 147°. Con surcos intercostales casi dos veces tan anchos como las costillas transversales.

Los ejemplares estudiados no tienen terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice. Tampoco han sido descritos en la literatura.

Discusión: El espécimen con torsión de 14° en la parte proximal del exoesqueleto puede que se deba a la flexibilidad del mismo. En el caso de haberse producido un rápido enterramiento, y por efecto de las corrientes marinas puede dar esa forma, ya que el otro espécimen, aunque esté más incompleto no parece poseer torsión alguna.

La alternancia y coalescencia de las costillas transversales en un mismo ejemplar se ha observado, también, en el estudio de otras especies dentro de este mismo género como citaron Babcock & Feldmann (1986a).

Observación:

- Esta especie ha sido referenciada bibliográficamente en el *Ibergerkalk* del Devónico Superior de los Montes de Harz (Alemania), pero también figura, acorde con la colección de *Paläozoologie II* del *Senckenberg Natural History Museum* (Frankfurt, Alemania), en el Devónico de Icla (Bolivia). Seguramente, el ejemplar boliviano sea de la especie *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913). Esto es debido, a que en un principio los ejemplares de esta última especie citada fueron asignados a *Conularia acuta* Roemer, 1843 (Babcock *et al.*, 1987b: p. 222). Pero, parece inequívoco que los ejemplares bolivianos y los alemanes difieren específicamente.

***Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938)**

(Lámina 27: figuras 5-6)

* 1938 *Conularia acutilirata* Fletcher, 251-252, pl. 26: fig. 9.

Serie tipo :

De la colección de Fletcher (1938) hay dos sintipos de la que elegimos un lectotipo (Fletcher, 1938: 251-252, pl. 26: fig. 1), y el otro pasa, por tanto, a ser paralectotipo.

Lectotipo : *Conularia acutilirata* Fletcher, 1938 de las Upper Marine beds, en el Guadalupiense (Pérmico). En la localidad de Branxton, cerca de Maitland, Nueva Gales del Sur (Australia). Descrito y figurado por Fletcher (1938: 251-252, pl. 26: fig. 1). El ejemplar está localizado en el *The Australian Museum* (Sidney, Australia) con la sigla F.36205.

Paralectotipo: *Conularia acutilirata* Fletcher, 1938 de las Upper Marine beds, en el Guadalupiense (Pérmico). En la localidad de Branxton, cerca de Maitland, Nueva Gales del Sur (Australia). Descrito por Fletcher (1938: 251-252). Ejemplar localizado en el *The Australian Museum* (Sidney, Australia), sigla desconocida.

Distribución estratigráfica: En las Upper Marine beds, época Guadalupiense (Pérmico). Y en el límite Carbonífero-Pérmico (ejemplar del NHM).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana. Las únicas localidades registradas son la del holotipo y paratipo: Branxton, cerca de Maitland y al E del pozo de la Maitland Company, próximo a Farley respectivamente, en Nueva Gales del Sur (Australia). El otro ejemplar, del NHM, sin localidad.

Ejemplares estudiados:

Hay un único ejemplar. La única información que tiene registrada es que procede del Carbonífero-Pérmico de Nueva Gales del Sur. Estaba determinado como *Conularia inornata* con la sigla G 17336.

Diagnosis: Ángulo apical de unos 26°. Surco angular que es atravesado por costillas transversales que se entrelazan. Caras cóncavas en región apical y planas o ligeramente convexas en abertural. Línea media marcada por interrupción de las costillas transversales. Éstas suelen ser coalescentes coincidiendo, y raramente alternando en dicha línea, sin llegar a atravesarla.

Diagnosis diferencial: Una especie con la que coincide estratigráficamente es *Notoconularia inornata* (Dana, 1849), pero difiere a primera vista por el característico surco angular bifurcado

de los especímenes que pertenecen al género *Notoconularia* Thomas, 1969, además de distinguirse por un ángulo apical mayor, sección transversal rómbica y no rectangular, y la torsión que se ha observado en *Notoconularia inornata* (Dana, 1849).

Otra especie que se le podría relacionar es *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) del Carbonífero, por las costillas entrelazándose en el surco angular, pero difiere por un ángulo apical mayor, menor densidad de las costillas transversales y suaves tubérculos y con menor densidad.

Diagnosis sensu Fletcher (1938: 251-252): “*Shell of large size, moderately thick, tapering uniformly and fairly abruptly. Cross section rhombic. Faces equal, flat; apical angle 23°. Marginal grooves wide, shallow. Ornamentation very distinct; strong bladed transverse ridges (13 in 10 mm. of shell) arch gently across the face, meeting in the centre at an angle of about 157°. Ridges interrupted by a distinct facial groove, and often alternate, otherwise continuous. In the marginal grooves the ridges trend sharply upwards and interlock with those of the adjacent face, tapering away as they pass the median line of the groove. The furrows are wide, usually smooth, although traces of longitudinal striations or wrinkling may be seen near the proximal end*” (Concha de gran tamaño, moderadamente gruesa, disminuyendo uniformemente y de un modo muy brusco. Sección transversal rómbica. Caras iguales, planas; ángulo apical 23°. Surcos marginales amplios, someros. Ornamentación muy clara; costillas transversales muy marcadas (13 en 10 mm de concha) suavemente arqueadas atraviesan la cara, encontrándose en el centro en un ángulo de unos 157°. Costillas interrumpidas por un surco facial muy claro, y a menudo alternan, si no son continuas. En los surcos marginales las costillas tienden hacia arriba bruscamente y se entrelazan con aquéllas de la cara adyacente, disminuyendo de la línea media al surco. Los surcos son anchos, normalmente lisos, aunque con marcas de estriaciones longitudinales o corrugación puede ser vista cerca de la terminación proximal).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueleto piramidal recto. Es un espécimen incompleto, sin ápice ni terminaciones aberturales. Se conserva en un molde positivo en tres dimensiones. La longitud del mismo es de 77,29 milímetros; y el ancho de 36,80 milímetros. Si se reconstruye el ejemplar, se puede decir que tuvo que haber alcanzado, al menos, los 179, 29 milímetros de longitud y 45,30 milímetros de ancho. Relación longitud/anchura sería de 3,93. Sección transversal rómbica. Ángulo apical de 26°. Surco angular ancho y poco profundo, con flancos romos. La anchura de este surco es de dos milímetros. Caras cóncavas en la mitad proximal del exoesqueleto y planas, e incluso ligeramente convexas en la otra mitad distal. Línea media marcada por la interrupción de las costillas transversales. Éstas suelen ser coalescentes coincidiendo y raramente alternando en dicha línea, sin llegar a atravesarla. La mitad del exoesqueleto tiene la línea media en surco, coincidiendo con la concavidad de las caras. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por finas costillas transversales. Éstas pueden ser coalescentes, y en menor proporción alternan en la línea media, sin llegar nunca a atravesarla,

y se entrelazan en el surco angular, atravesándole y recurvándose adaberturalmente. Teniendo en cuenta que la porción proximal del exoesqueleto no se conserva, la densidad de las costillas transversales es de cuatro a 6,5 unidades en cinco milímetros de la parte más distal a la menos distal. La inclinación de estas costillas está normalmente entre 8° y 15°. En un margen facial de una de las caras se ha medido un ángulo constante de 8° a lo largo del mismo. La forma de las costillas es suavemente arqueada en la parte distal a casi rectilíneas en la más proximal, con varios tipos de conexión: arco gótico en parte más distal y arco gótico flexionado en el resto. El ángulo intercostal oscila de 147° a 151°, con la mayor medida en la región más distal. Parece que las costillas transversales han portado tubérculos que apenas se pueden observar. Con una densidad aproximada de diez unidades en cinco milímetros. Hay impresiones, muy suaves, de posibles crestas intercostales ¿adaberturales? en la zona más proximal que no se pueden medir, ni aproximadamente su densidad. Con surcos intercostales casi dos veces tan anchos como las costillas transversales.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice. Tampoco se han descrito en la literatura.

Discusión: Se puede corroborar la afirmación de sección transversal rómbica, observando en el espécimen estudiado que parece no haber sufrido deformación alguna, o es mínima.

Difiere ligeramente en el ángulo intercostal descrito por Fletcher (1938), pero es debido a que sus especímenes, al menos el figurado, tenían la parte abertural, y en el NHM está truncada. Si tenemos en cuenta que este ángulo es mayor hacia la abertura, nos da la respuesta de esos 5° menos que tiene el espécimen que se ha descrito más arriba.

Las costillas transversales son muy finas y no se suelen conservar, ya que no guardan su relieve apenas. En el caso de hacerlo, se observan unos abultamientos que deben ser restos de tubérculos. Gracias a la concavidad que hay en las caras en la parte menos distal, en la proximidad de los flancos del surco angular, se pueden observar, como ya describió Fletcher (1938), finas estrías en los espacios intercostales. Parecen ser impresiones de crestas intercostales que no se suelen conservar.

Observación:

- Sólo se han registrado en la literatura los ejemplares descritos por Fletcher (1938) que han sido citados por varios autores, pero ésta es la primera vez que se describe y se cita otro espécimen que pertenezca a esta especie.

***Paraconularia africana* (Sharpe, 1856)**

(Lámina 27: figuras 7-8; lámina 28: figuras 1-6; lámina 29: figuras 1-3)

- *v 1856 *Conularia africana* Sharpe, p. 214, pl. 27: figs. 13a-b.
- 1892 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Ulrich, 29-31, pl. 3: fig. 4.
- v 1904 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Reed, 247-248.
- 1906 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Schwarz, 362-363, pl. 7: figs. 13, 15.
- 1906 *Conularia baini* Ulrich, 1892 *sensu* Schwarz, p. 362, pl. 8: fig. 14.
- 1913 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Clarke, 160-161, pl. 8, figs. 12-15.
- 1920 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Douglas, p. 37, pl. 1: fig. 1.
- 1923 *Conularia africana* var. *striatula* Kozłowski, 67-68, pl. 7: fig. 1-3.
- v 1925 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Reed, p. 103.
- 1937 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Kiderlen, p. 131: fig. 15, 140: figs. 26, 27.
- 1943 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Oliveira & Leonardos, pl. 2: figs. 1-2.
- 1948a *Conularia* s.l. *striatula* Kozłowski, 1923; Sinclair, p. 285.
- 1948a *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856); Sinclair, 187-188.
- 1960 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Ahlfeld & Branisa, pl. 4: fig. 13.
- 1960 *Conularia africana striatula* Kozłowski, 1923; Ahlfeld & Branisa, pl. 4: fig. 3.
- 1960 *Conularia* sp. Ahlfeld & Branisa, pl. 4, fig. 11.
- 1962 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Hansman *et al.*, p. 21.
- 1965 *Conularia africana* Sharpe, 1856; Branisa, pl. 44: figs. 1-3, 6, 12, 14-16.
- 1965 *Conularia africana striatula* Kozłowski, 1923; Branisa, pl. 44, figs. 5, 7, 10.
- 1965 *Conularia baini* Ulrich, 1892; Branisa, pl. 44: figs. 14-16.
- 1965 *Conularia* sp. Branisa, pl. 44: fig. 4, pl. 78: fig. 5.
- 1982 *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856); Cecioni, pl. 1: figs. A-B.
- 1987a *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856); Babcock *et al.* [cop. Kiderlen 1937], figs. 3A-B; 4A-D, 8C.
- 1987b *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856); Babcock *et al.*, 220-222, figs. 7A-D.

Serie tipo:

Lectotipo: *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) designado por Babcock *et al.* (1987b: p. 221) del sintipo *Conularia africana* Sharpe, 1856. Localizado en el NHM con la sigla PG 4279 (lámina 28: figs. 3-4). Descrito y figurado por Sharpe (1856: p. 214, pl. 27: figs. 13a-b), Reed (1904: 247-

248; 1925: p. 103) y Babcock *et al.* (1987b: 220-221, fig. 7A). Designado lectotipo por Babcock *et al.* (1987b: p. 221).

Paralectotipo: *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) de las Bokkeveld Beds, del Devónico Inferior de Cedarberg (Sudáfrica). Actualmente se localiza en el NHM, con la sigla PG 4278 (lámina 28: figs. 1-2). Descrito y figurado por Sharpe (1856: p. 214, pl. 27: figs. 13c), Reed (1904: 247-248; 1925: p. 103).

3 sintipos: *Conularia africana* var. *striatula* Kozłowski, 1923 de localidad desconocida (Babcock *et al.*, 1987b: p. 221).

Distribución estratigráfica: Del Devónico Inferior al Superior, y puede que en el Silúrico acorde al conservador del Departamento de Paleozoología Invertebrados del *Museo de Ciencias Naturales* (La Plata, Argentina), el Dr. Alberto C. Riccardi. Las formaciones en las que aparece son: Belén Formation, Bokkeveld Series, Conularienschichten e Formación Cordobés, Formación Lila, Icla Formation y Ponta Grossa Formation del Devónico Inferior; Huamampampa Formation y Sicasica Formation del Devónico Medio; y Formación Iquiri del Devónico Superior. La capa estratigráfica del supuesto ejemplar silúrico es desconocida.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, puede que también en Laurencia o Avalonia, acorde con el conservador del *Museo de Paleontología* del Departamento de Geociencias (Universidad de Concepción, Chile), el Dr. Gerardo Enrique Flores Miranda. Las localidades de Gondwana son: Belén, Patacamaya, Quebrada Hiskachili y Sapahaqui, en La Paz (Bolivia); Icla, Monteaguda, Presto y Quebrada Millumayu, en Chuquisaca (Bolivia); Tarija, en Tarija (Bolivia); Samaipata, en Santa Cruz (Bolivia); Paraná (Brasil); al S del Salar de Atacama, en Antofagasta (Chile); Fox Bay, en las Islas Malvinas (Reino Unido); Hex River y Cedarberg (Sudáfrica); y en localidad desconocida de Uruguay. Y con respecto a Laurencia o Avalonia, es en localidad desconocida de EE.UU.

Ejemplares estudiados:

Hay 24 ejemplares de este taxón, de las Bokkeveld Beds, del Devónico Inferior, en las localidades sudafricanas de Hex River y Cedarberg.

Hay dos ejemplares sin sigla; tres sin una sigla asignada, pero que tienen pintado 733 en dos de ellos y T73 en el otro; 18 (con ésta están registrados cuatro ejemplares); 19 (con ésta están registrados cinco ejemplares); el espécimen G 19556; los sintipos PG 4278 y PG 4279 que fueron previamente descritos y figurados por Sharpe (1856: p. 214, pl. 27: figs. 13a-c), Reed (1904: 247-248; 1925: p. 103) y Babcock *et al.* (1987b: 220-22, fig. 7A); y los ejemplares PG 4280-PG 4286.

Estos ejemplares se fueron incorporando a la colección desde la *Geological Society* de Londres en 1911, siendo algunos de ellos a su vez procedentes de la *A. G. Bain Collection* de 1850 (PG 4278-PG 4280, PG 4282-PG 4286). Del resto no se tiene ninguna información.

Diagnosis: Surco angular profundo y con costillas transversales que son alternantes. Éstas muy finas, marcan la línea media a su paso y cambiar de dirección. Conexión de costillas en curva flexionada y en arco gótico flexionado, esta última se hace más evidente hacia el ápice.

Diagnosis diferencial: Esta especie se la puede relacionar con dos especies que figuran en el NHM y se la ha relacionado con otras dos más, una del Devónico de Sudáfrica y Bolivia (Babcock *et al.*, 1987b: 224-225); y la otra en el Silúrico de la República Checa (Bouček, 1928: p. 86).

Las especies con las que se la puede relacionar, dentro de la colección que nos ocupa, son: *Conularia albertensis* Reed, 1925 y *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913). *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) difiere primordialmente de *Conularia albertensis* Reed, 1925, por su tamaño, casi la mitad; su menor densidad de costillas transversales, tubérculos y crestas intercostales. En estas dos últimas la densidad máxima es la mínima que tiene *Conularia albertensis* Reed, 1925. Además, esta última especie tiene costillas transversales que siempre coinciden en la línea media y posee crestas intercostales adapicales que no poseen *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856). Y, difiere comparativamente de *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913), en mayor tamaño; mayor relación longitud/anchura; mayor ángulo apical, del orden de 19° a 39° a diferencia de *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) que tiene de 7° a 23°; mayor densidad de costillas transversales y tubérculos. En *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) la densidad de tubérculos es de cuatro a 15 unidades en cinco milímetros, a diferencia de *Paraconularia ulrichana* (Clarke, 1913) que oscila entre 20 y 25 en cinco milímetros.

Con respecto a las otras especies que se le ha relacionado son: *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892) y *Conularia poctai* Bouček, 1928. *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) contrasta con la primera en un ángulo apical menor, de 19° a 39°, del orden del menor que puede darse en *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892), 40°; y una mayor densidad de costillas transversales, de cuatro a 23 unidades en cinco milímetros disintiendo con las ocho a 16 unidades en la misma distancia en *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892). En el caso de *Conularia poctai* Bouček, 1928, difiere en su mayor tamaño, siendo el menor del orden del mayor de *Conularia poctai* Bouček, 1928, unos 40 milímetros de longitud; menor ángulo intercostal; y menor densidad de costillas transversales, unas 25 unidades en cinco milímetros y no las cuatro a 23 que puede llegar a tener *Conularia poctai* Bouček, 1928.

Los autores Babcock *et al.* (1987b) reflexionan sobre las veces en las que se ha confundido *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) con *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892), debido a su parecido, y que ambas especies coexistieron en el Devónico de Bolivia, dando un listado de dichas confusiones. Así, especímenes de *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) fueron erróneamente determinados como *Conularia baini* Ulrich, 1892 por Schwarz (1906: pl. 8: figs. 8, 14) y por Branisa (1965: pl. 44: figs. 14-16) y recíprocamente especímenes de *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892) fueron determinados como *Conularia africana* Sharpe, 1856 por Knod (1908: pl. 23: figs. 8-9). Y es que, a veces, *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) tiene una apariencia reticular similar a *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892), consecuencia de la compresión del exoesqueleto que extiende los espacios intercostales, y no por la baja

densidad de las costillas transversales y por fuertes crestas intercostales adaberturales como en *Reticulaconularia baini* (Ulrich, 1892).

Diagnosis sensu Sharpe (1856: p. 214): *"Shell pyramidal with equal sides, each of which has a depression down its middle; transverse section nearly rectangular, with the corners rounded off and deeply indented: sides ornamented with numerous parallel projecting ribs, which in the internal cast are formed of two sharp ridges enclosing a rounded furrow (see fig. 13b): the ribs slope upwards from the corners towards the middle of the sides, and in the young shell meet at an angle, cross the mesial depression, and slightly overlap one another; but in older shells they are continuous across the side of the shell in a curve: the interstices between the ribs appear to be smooth?"* (Concha piramidal con caras iguales, cada una de las cuales tiene una depresión en el medio; sección transversal casi rectangular, con las aristas redondeadas y profundamente dentado: caras ornamentadas con numerosas costillas de proyección paralela, las cuales en el molde positivo están formadas de dos afiladas crestas rodeando un surco redondeado (ver fig. 13b): las costillas se inclinan hacia arriba desde las aristas hacia la mitad de las caras, y en la concha juvenil coinciden en un ángulo, cruzan la depresión mesial, y ligeramente se solapan una a otra; pero en conchas más viejas son continuas a través de la cara de la concha en una curva: los intersticios entre las costillas parecen ser lisos?).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera o birradial. Se han observado cinco especímenes con una ligera torsión del exoesqueleto en su región apical, entre 7° y 12,5°. La longitud de los ejemplares debió de oscilar entre 36,5 a 107 milímetros, y el ancho entre 16,25 a 47 milímetros. Con lo que da una relación longitud/anchura entre 1,83 y 3,36. Se pueden observar al menos tres capas en el exoesqueleto. La sección transversal es cuadrada o rectangular, se puede observar muy bien en el sintipo PG 4278 y en seis especímenes más (dos ejemplares con el número 733, tres sin número y uno con el número 19). El ángulo apical oscila entre 19° y 39°. Surco angular profundo y ornamentado con costillas transversales que son coalescentes en el mismo. Éstos tienen un ancho entre 0,14 a un milímetro. Los flancos de los surcos son romos. Las caras normalmente son planas o ligeramente cóncavas como se puede ver en el sintipo PG 4278, e incluso, en algunos especímenes sin siglar, algo convexas. La línea media está marcada, como es característico en este género, por el cambio de dirección de las costillas transversales, sin embargo, igualmente, se han observado en algunos especímenes sin siglar, una pequeña cresta formada por la unión de las costillas transversales en esa zona, dando a las caras una forma ligeramente convexa. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales que pueden, o no, alternar en la línea media, y son alternantes, entrelazándose, en el surco angular. Las costillas no sufren una curvatura manifiesta en los hombros, a no ser que tengan una conexión en arco gótico muy destacable, siguiendo la misma trayectoria dentro del surco angular. Estas costillas son muy finas, al menos la mitad de anchas de lo que es el surco intercostal. La densidad de las mismas varía de cuatro a nueve unidades en cinco milímetros, con la densidad más elevada en la región apical. Pero hay varios especímenes en los que se han medido hasta 17 y 23 unidades en cinco milímetros (uno sin sigla y el otro con el número 733). Se ha observado que la

densidad es afectada por el plegamiento que pueda tener el exoesqueleto, siendo directamente proporcional al mismo. Así, se ha medido en el espécimen con el número 733, unas 23 unidades en la región abertural (la más plegada en este ejemplar), 14 en mitad del exoesqueleto, y de 14 a 15 en cinco milímetros, en la región apical. La inclinación de las costillas transversales varía de 4° a 27°, pudiendo oscilar en el mismo ejemplar de 4° a 23° en uno sin siglar, y de 9° a 24° en el número 19. Son costillas arqueadas con un tipo de conexión en curva flexionada en la región abertural, y arco gótico flexionado en la región apical, con un ángulo intercostal de 118° a 148°, siendo más elevado en la región abertural, como mínimo 130°, y menor en la región apical, con 118°. Los surcos intercostales suelen ser lisos, o con suaves crestas intercostales, con un ancho de al menos dos veces el ancho de las costillas transversales.

Se ha podido observar en algún ejemplar tubérculos y otros con crestas intercostales adaberturales, con una densidad de unas cuatro a 15 unidades en cinco milímetros, como se pueden observar en el lectotipo de *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856) (PG 4279).

Hay un ejemplar (número 19) con las terminaciones aberturales cerradas, parecen ser de tipo lobulado, pero están tan deterioradas que no se puede decir con seguridad. Otro espécimen (sin sigla) con tabique apical redondeado. El ápice no se ha podido observar.

En el caso de los sintipos de *Conularia africana* Sharpe, 1856, las principales medidas son las siguientes:

Sigla	Longitud	Anchura	L/A	Ángulo apical	Ángulo intercostal	Densidad / Tipo conexión costillas transversales	Inclinación costillas transversales	Notas
PG 4278	12,56 mm 38,97 mm en reconstrucción	21,28 mm	1,83	¿33°?	140°	7-9 en 5 mm. Son muy finas (1/2 del surco inter.). Conexión en arco gótico flexionado	4°-12°	Fragmento de molde positivo, en tres dimensiones. Costillas transversales coalescentes en la línea media.
PG 4279	40,95 mm 79,52 mm en reconstrucción	23,80 mm 30,47 mm en reconst.	2,60	23,5°	139°-146°	5-6 en 5 mm. Son muy finas. Conexión en curva flexionada y arco gótico flexionado	5°-8°	Molde positivo. Costillas transversales coalescentes en la línea media.

Discusión: No se sabe si los ejemplares de esta especie tuvieron una pequeña torsión del exoesqueleto, ya que de los 16 especímenes de esta especie, los cinco más completos tienen esa torsión (dos sin sigla, 18, 19 y 733). Debido a que mayoritariamente están incompletos, son sobre todo fragmentos, no lo podemos asegurar.

Aunque se ha citado algún caso (Kiderlen, 1937; Bouček, 1939; Babcock *et al.*, 1987a) con sección transversal triangular, en los ejemplares estudiados no se conserva. Seguramente son

casos teratológicos, ya que son sólo casos aislados. Babcock *et al.* (1987a: p. 95) subrayan que de 160 especímenes estudiados por ellos de esta especie, o 1100 de diversas especies del Devónico boliviano no han encontrado ninguno que tenga dos o tres caras como cita Kiderlen (1937: p. 140, figs. 26-27). En realidad cuando Kiderlen describe ejemplares con dos caras se refiere a una sección transversal rectangular aplastada.

Sharpe (1856) describe a la especie con una línea media surcada, pero viendo a los sintipos se puede decir, sin lugar a dudas, que puede ser un efecto óptico en la unión de las costillas transversales en dicha zona, y debido a la concavidad de las caras en el molde positivo del sintipo 4278. El hecho que la línea media esté formada por el cambio de dirección de las costillas transversales o una ligera cresta, se puede observar indistintamente en los especímenes bolivianos estudiados por Babcock *et al.* (1987b: fig. 7B-D).

Tanto Kiderlen (1937: p. 136) como Babcock *et al.* (1987b: p. 220) citan que las costillas transversales suelen alternar en la línea media, pero se puede observar, sin lugar a dudas en los dos sintipos de *Conularia africana* Sharpe, 1856, que las costillas transversales son coalescentes en dicha línea. El patrón que se observa estudiando los ejemplares de esta colección es que hay un porcentaje de coalescencia mayor que el de alternancia, aunque se pueden encontrar especímenes con alternancia en la región apical o en la abertural, o incluso en la zona media del exoesqueleto. Esto también se puede observar en las ilustraciones publicadas en la obra de Babcock *et al.* (1987b), con lo que se ratifica la afirmación anterior.

Babcock *et al.* (1987b: p. 221) describen a los ejemplares bolivianos con conexión uniforme de tipo arco gótico flexionado, pero en los sudafricanos puede observarse en algunos especímenes, dos tipos de conexión: curva flexionada en la región abertural que progresivamente pasa a arco gótico flexionado en el resto del exoesqueleto, agudizándose en la región apical, reafirmando la diferenciación que hace Sharpe (1856) entre la parte más vieja y la más joven de exoesqueleto.

Se ha observado que la densidad de las costillas transversales es afectada por el plegamiento que pueda tener el exoesqueleto, siendo directamente proporcional al mismo. Así, se ha medido en el espécimen con el número 733, unas 23 unidades en la región abertural (la más plegada en este ejemplar), 14 en mitad del exoesqueleto, y de 14 a 15 en cinco milímetros, en la región apical. Y en otro sin siglar de diez a 15 unidades en cinco milímetros en la región abertural, la medida está en función si el exoesqueleto está plegado o no, diez en la mitad, y 11 unidades en la apical. Siendo lo contrario que en el resto de los ejemplares, con la mayor densidad en la región apical y no en la abertural. Indudablemente, influenciado por el plegamiento y, probablemente, por el crecimiento del exoesqueleto. Es, en las proximidades del margen de la abertura, cuando el crecimiento del exoesqueleto se ralentiza, de ahí que normalmente la densidad de las costillas sea menor, pero en este caso proliferan las costillas transversales al mismo tiempo que disminuyen su tamaño. Es también en esta zona próxima a la abertura que el exoesqueleto debe ser más flexible, ya que el cierre del mismo depende del margen de la abertura, con lo que influye el plegamiento del mismo.

De los especímenes en los que se ha podido medir la densidad de las costillas transversales en la región apical nunca ha sido superior a 17 en cinco milímetros, difiriendo de la citada por Babcock *et al.* (1987b: p. 220), probablemente sean variaciones intraespecíficas, acordes con la procedencia geográfica, ya que los ejemplares aquí estudiados son sudafricanos y los estudiados por Babcock *et al.* (1987b: p. 220) son bolivianos.

Observaciones:

- Dentro de la colección del NHM hay dos especímenes determinados con nomenclatura abierta como *Paraconularia cf. africana* (Sharpe, 1856). PG 4374 (lám. 29: fig. 4) procede de Fox Bay, Islas Malvinas, adquirido en 1947 de la *W. N. Croft Collection*; y uno más sin siglar, y sin procedencia. No podemos afirmar con certidumbre que pertenezca al taxón objeto de estudio, ya que son fragmentos que no se pueden llegar a reconstruir, por lo que no se puede averiguar ni su longitud aproximada, ni ancho, ni relación longitud/anchura, ni ángulo apical en uno de ellos, y en el otro, sin siglar, unos 29° aproximadamente, y sólo aproximadamente el ángulo intercostal de entre 147° y 150°, y la densidad de las costillas transversales que oscila entre seis y ocho unidades en cinco milímetros.
- Debido a que la presencia de crestas intercostales no estaba clara, tanto en los ejemplares sudafricanos descritos por Sharpe (1856) y Reed (1904), como los brasileños y los de las Islas Malvinas descritos por Clarke (1913), los bolivianos fueron agrupados bajo la variedad *Conularia africana* var. *striatula* Kozłowski, 1923 (Babcock *et al.*, 1987b: p. 222), pero una vez observado el sintipo PG 4279 y haber constatado la presencia de crestas intercostales, la variedad carece de validez.

***Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862)**

(Lámina 30: figuras 1-3)

* 1862 *Conularia crawfordsvillianus* Owen, p. 364, fig. 9.

1937 *Conularia crawfordsvillianus* Owen, 1862; Kiderlen, p. 137.

Serie tipo:

Neotipo: *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862) de la Keokuk Formation, Mississippense Inferior (Carbonífero). Localidad: Crawfordsville, condado de Montgomery, en el estado de Indiana (EE.UU.). Localizado en el NHM con la sigla G 36 (lámina 30: figs. 1-3).

Holotipo: *Conularia crawfordsvillianus* Owen, 1862 del Edwardsville Member, en la Borden Formation, edad Mississippense Inferior (Carbonífero). Aparece en Crawfordsville, condado de Montgomery, estado de Indiana (EE.UU.). Sólo figurada por Owen (1862). Actualmente en paradero desconocido.

Distribución estratigráfica: En la Borden Formation y Keokuk Formation del Mississippense Inferior (Carbonífero).

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Laurencia, en Crawfordsville, condado de Montgomery, en el estado de Indiana (EE.UU.).

Ejemplares estudiados:

Hay un único ejemplar de este taxón, de la Keokuk Formation, Mississippense Inferior (Carbonífero). Localidad: Crawfordsville, condado de Montgomery, en el estado de Indiana (EE.UU.). Siglado como G 36.

Diagnosis: Ángulo apical pequeño, de unos 15°. Línea media marcada por costillas transversales, que alternan mayoritariamente en dicha línea. Costillas transversales muy finas, la mitad de anchas que espacios intercostales, con densidad de tres y cinco unidades en cinco milímetros. Surco angular atravesado por costillas transversales que alternan.

Diagnosis diferencial: Podría relacionarse con otras especies del Mississippense que figuran en la colección del NHM: *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883), *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844) y *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860).

Paraconularia crawfordsvillensis (Owen, 1862) difiere de *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883) en casi 10° menos de ángulo apical, unas cinco veces más grande, y la mitad de densidad de las costillas transversales, tanto en la región abertural, como en la apical.

Si comparamos *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862) con *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844), difiere en un ángulo apical menor, el tipo de conexión de las costillas que es curva flexionada y no arco gótico que tiene esta última especie, menor densidad de las costillas transversales y mayor inclinación de éstas.

Y principalmente difiere de *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860) por tubérculos tres veces más densos, crestas intercostales adaberturales también tres veces más densas y surco angular menos profundo.

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera y exoesqueleto piramidal recto. Las medidas del ejemplar del Museo Británico son: 82,94 milímetros de longitud y 31,76 milímetros de ancho. En una reconstrucción aproximada del exoesqueleto tuvo que haber medido, al menos, 153,52 milímetros de longitud y 38,23 milímetros de ancho, con lo que la relación longitud/anchura sería de 4,01. Sección transversal desconocida. El ángulo apical oscila alrededor de los 15°. Surco angular ancho y somero, atravesado por las costillas transversales que son coalescentes en el mismo, bordeado a ambos lados por flancos romos. Línea media marcada por las costillas transversales que alternan en dicha línea y parecen que están unidas por una línea de sutura que coincidiría con la línea media. No se observan líneas secundarias,

ni accesorias. Se puede observar un engrosamiento del exoesqueleto en la parte apical de la línea media.

La ornamentación está formada únicamente por en costillas transversales que alternan en la línea media, en dos tercios de la longitud del exoesqueleto, y son coincidentes en el resto de la línea media. Estas costillas alternan de una manera muy suave, sin llegar a entrelazarse en el surco angular. Hay zonas del surco en el que las costillas dan una apariencia de coalescencia debido a la deformación del ejemplar en cuestión. La densidad de estas costillas oscila entre tres unidades en cinco milímetros en la zona abertural, y cinco unidades en la misma distancia en la apical. Y su inclinación fluctúa entre los 8° y 29°, dominando la última medida. La forma de las costillas es arqueada con un tipo de conexión curva flexionada, con un ángulo intercostal entre 135° en la región abertural y 146° en la apical. A su paso por el flanco y ya dentro del surco angular sufren un curvamiento adabertural. Los surcos intercostales tienen un ancho aproximado de un milímetro, siendo casi el doble de anchos que las costillas transversales.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Se puede observar un engrosamiento a la altura de la línea media, en la parte más apical de lo que queda de exoesqueleto, que según avanza hacia la parte más exterior (en la región apical) pierde en relieve diferencialmente, respecto a las costillas transversales circundantes. El engrosamiento puede deberse al aplastamiento sufrido por el ejemplar, del que sólo se conserva una cara y parte de la otra en dos dimensiones. Esta deformación parece haber provocado un solapamiento de las capas externas del exoesqueleto, produciendo tal engrosamiento. Dicha zona debió de tener más relieve que las costillas transversales adyacentes, con lo que fueron, también, más fáciles de erosionar, siendo razón suficiente para explicar el allanamiento del exoesqueleto en la zona más extrínseca.

La alternancia de las costillas transversales en el surco angular es más visible en la región abertural que en la apical debido al estado de conservación de la última región citada, en la que las costillas transversales están más desgastadas, con pérdida de las capas más externas que las recubren. Por lo tanto, la alternancia no es tan visible.

Observación:

- Al no describir, ni citar dónde se encuentra el espécimen tipo de la especie, he asignado el ejemplar de la colección británica como neotipo.
- Hay un espécimen que se le puede relacionar con esta especie, pero que se ha determinado como *Paraconularia* aff. *crawfordsvillensis* (Owen, 1862). Es de las Lower Ardmillan series, Balclatchie Group, del Ordovícico Superior. De la localidad de Dow Hill, en Girvan, Ayrshire (Escocia). Siglado como G 46634 (lámina 30: figs. 4-5). Coincide en la forma de las costillas transversales y en el ángulo apical. Pero, se diferencia, en la alternancia de las costillas transversales que llegan a entrelazarse, las de la mitad de una cara con las de la otra mitad, en la zona de la línea media y las de una cara con las de la

cara adyacente en el surco angular; y por otra parte difiere en los surcos intercostales que no son lisos, sino que tienen crestas intercostales que los atraviesan.

- Lane (1973) informa de agrupaciones de especímenes de esta especie.

***Paraconularia crustula* (White, 1880)**

(Lámina 31: figura 1)

* 1880 *Conularia crustula* White, 471-552.

1944 *Conularia crustula* White, 1880; Shimer & Shrock, p. 79, pl. 22: fig. 26.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia crustula* White, 1880 del Pennsylvaniense, en el estado de Missouri (EE.UU.). Descrito y figurado por White (1880) y Shimer & Shrock (1944: p. 79, pl. 22: fig. 26). Siglado como Mo G S 5 en el *Missouri Geological Survey*.

Distribución estratigráfica: En el Carbonífero y puede que en el Ordovícico, acorde a su conservadora, la Dra. Susan Butts. Las capas estratigráficas en las que aparecen son: Akkudul Formation del Mississippense Medio; Muncie Creek Shale, Kansas City Group, Marmaton Group, Cisco Group, Wewoka Formation, Kanawha Black Flint, Finis Shale e Iola Formation del Pennsylvaniense; y puede que en Chazy Formation y Trenton Limestone del Ordovícico Medio.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Kazajstán y Laurencia. En Avalonia se ha encontrado en Port au Port en Terranova (Canadá). En Kazajstán aparece en Karaganda Basin del Kazajstán central (Kazajstán). Y es en Laurencia donde más yacimientos han aparecido: Brownwood (Minnesota); Coffeyville y Muncie (Kansas); Holdenville (Oklahoma); Mineral Wells, Graham y Jacksboro (Texas); Kansas City (Missouri); Trenton Falls (estado de Nueva York); Queen Shoals (Virginia); Wewoka (Pennsylvania); además de los estados de Arkansas y Nuevo México.

Ejemplares estudiados:

Hay un único ejemplar de este taxón, de la Wewoka Formation, Pennsylvaniense (Carbonífero). De la localidad de Holdenville, condado de Hughes, en el estado de Oklahoma (EE.UU.).

Tiene la sigla R 50244. El ejemplar, aunque está incompleto, a falta de ápice y abertura, tiene muy buen estado de conservación, en tres dimensiones y con parte de la cutícula original del exoesqueleto. Fue adquirido, por el NHM, en 1978 de la colección privada de P. E. Negus.

Diagnosis: Pequeño tamaño, sección transversal cuadrada, ángulo apical próximo a 30°, surco angular amplio y profundo, ornamentado por costillas transversales alternantes, éstas con densidad de diez unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Con la especie que coincide estratigráficamente, y se le podría relacionar es *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883), pero de la que es fácilmente distinguible ya que sus medidas son del orden de la mitad; el ángulo intercostal es mayor, al menos unos 10°; el tipo de conexión de las costillas es en arco gótico y no en curva flexionada que tiene *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883); y por último, la inclinación de las costillas transversales es casi la mitad.

Diagnosis sensu Shimer & Shrock (1944: p. 79): “*Small, with four sides equal; four angles distinctly furrowed, with slender median furrow also*” (Pequeña, con cuatro caras iguales; cuatro aristas surcadas característicamente, también con un surco medio menos ancho).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera y exoesqueleto piramidal recto. La longitud y ancho del único ejemplar en el NHM es de 12,5 y ocho milímetros respectivamente, aunque tuvo que haber medido, al menos 18,5 milímetros de longitud. Por lo tanto tendría una relación longitud/anchura de 2,31. Sección transversal cuadrada. Ángulo apical de los 27°. Surco angular ancho y somero, ornamentado con costillas transversales coalescentes en el mismo, con flancos romos. Caras planas. Línea media marcada por las costillas transversales que son coalescentes en la misma. En las regiones que falta la capa más externa, parece tener la línea media surcada. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada, únicamente, por costillas transversales que son coalescentes en la línea media, y alternantes en el surco angular. La densidad de las mismas es de diez unidades en la región abertural y 11 en la apical. La inclinación oscila de 1° a 6°, dependiendo donde se mida, pero mayoritariamente en medidas próximas a los 6°. La forma de estas finas costillas es arqueada, con un tipo de conexión en arco gótico, cuyo ángulo intercostal es de 151,6° en la región abertural y 152,5° en la apical. Surcos intercostales dos veces y media más anchos que las costillas transversales.

Los septos y carinas en esta forma son robustos al igual que el exoesqueleto y no se reflejan en la superficie externa, pero se han vislumbrado en el corte del ejemplar, llegando a triplicar el espesor del mismo.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Hay una zona del exoesqueleto, en la parte media, que parece que alternan las costillas transversales en la línea media. Pero, realmente, es debido a la existencia de la capa más externa del exoesqueleto, en esa zona y su replegamiento, ya que se vislumbra su continuidad, coalescencia, internamente.

Por otra parte, la apariencia de línea media surcada se debe a la falta de la capa más externa del exoesqueleto.

Observaciones:

- Los septos y carenas han sido estudiados a través de cortes transversales por algunos autores como Van Iten (1991b). Los septos son del tipo crestas septales, cuya proyección interna es menor que la de las carenas.
- Se ha intentado localizar la referencia bibliográfica donde está descrita esta especie por medios institucionales y hasta la fecha no se ha conseguido.

***Paraconularia derwentensis* (Johnston, 1887)**

(Lámina 31: figuras 2-3)

* 1887 *Conularia derwentensis* Johnston, p. 17.

1888 *Conularia tasmanica* Johnston, pl. 20: figs. 1a-b.

1938 *Conularia derwentensis* Johnston, 1887; Fletcher, 253-254, pl. 26: fig. 9.

Serie tipo:

2 sintipos: *Conularia derwentensis* Johnston, 1887 de las Lower Marine beds (Pérmico). Descritos por Johnston (1887: p. 17). Ejemplares que figuran en *The Tasmanian Museum and Art Gallery* (Hobart, Tasmania, Australia). Siglas desconocidas.

Distribución estratigráfica: Pérmico. En las Lower Marine beds y la Letham Formation.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana. En Nueva Zelanda y Australia. Dentro de Australia en Stony Creek (Nueva Gales del Sur) y en las proximidades del Monte Wellington (Tasmania).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de este taxón, del Pérmico, de localidad no registrada de Tasmania y en Stony Creek, en Nueva Gales del Sur. Siglados como 42697 y G 17336. Son especímenes incompletos, conservando segmentos de una cara, en ambos casos, con costillas transversales

y parte de uno o los dos surcos angulares. Fueron adquiridos por el NHM de la donación de W. Legrand sin fecha registrada (42697) y de la *Bath Literary and Scientific Institution* en 1905 (G 17336).

Diagnosis: Surco angular amplio y profundo, ornamentado por finas costillas transversales alternantes, entrelazándose entre ellas. Caras básicamente planas. Línea media apenas marcada en región abertural. Costillas transversales se arquean suavemente simétricamente, atravesando la cara, con una densidad media de cinco unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: De las especies con las que aparece asociada son *Notoconularia inornata* (Dana, 1849) y *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845). De la dos difiere por el surco angular característico que define a *Notoconularia* Thomas, 1969, dividido en dos por una cresta longitudinal. Y además se diferencia de la primera por un ángulo apical mayor, menor dimensión, surco angular más estrecho y costillas transversales más gruesas, y de la segunda por un ángulo apical muy superior, más del triple, menor dimensión, costillas transversales más gruesas, densidad de las costillas transversales en la región apical, que aumenta a diez unidades en cinco milímetros y no permanece constante como en *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) y por la curvatura de las costillas transversales.

Diagnosis sensu Johnston (1887: p. 17): “*Shell quadrangular, pyramidal; section rectangular; apical angle of larger sides about 25 deg., relation of the two small ones, nearly as 4 to 3; faces flat or very slightly convex. A strong longitudinal furrow runs down each of the lateral angles, and a faintly marked one longitudinally divides each face into two equal parts; transverse thread-like riblets gently symmetrically arched on each face, sometimes interrupted and alternate at the point where they are intersected by the faint mesial longitudinal furrow, but generally continuous; riblets coarser and more distant than in C. laevigata; gradually increasing in density from base to apex; near the latter there are 10 in the space of 10 mm, near the base there are only 5 to 6 in the same space. It is evident that the riblets were minutely granulated as the upper riblets still preserve this character, together with fine vertical striae in the interspaces. In the lateral channels the riblets bend abruptly towards apex, and become interrupted and alternate at junction with the riblets of the succeeding face. Sides gently sloping inwards near basal margins*” (Concha cuadrangular, piramidal; sección rectangular; ángulo apical de las caras más grandes de unos 25 grados, relación de las dos más pequeñas, de 4 a 3; caras planas o ligeramente convexas. Un fuerte surco longitudinal recorre cada uno de los ángulos laterales, y uno débilmente marcado divide longitudinalmente cada cara en dos partes iguales; costillas transversales muy finas, suavemente arqueadas de una forma simétrica en cada cara, a veces interrumpidas y alternan en un punto donde son intersecadas por un débil surco longitudinal mesial, pero generalmente continuas; costillas más gruesas y más distantes que en *C. laevigata*; aumentan gradualmente la densidad desde la base al ápice; cerca del último hay 10 en el espacio de 10 mm, cerca de la base hay sólo de 5 a 6 en el mismo espacio. Es evidente que las costillas fueron granuladas minuciosamente como las costillas de más arriba que todavía preservan este carácter, junto con finas estrías verticales en los interespacios. En los canales laterales las costillas se doblan abruptamente hacia el ápice, y son

interrumpidas y alternan en unión con las costillas de la cara adyacente. Caras ligeramente inclinadas hacia dentro cerca de los márgenes basales).

Descripción: Conulariidae de exoesqueleto piramidal recto. Los especímenes estudiados están incompletos, y sólo se conserva una cara y fragmentada, por lo que es difícil la reconstrucción de los exoesqueletos. Estos fragmentos miden entre 64,7 y 39,40 milímetros de longitud, y 34,60 y 36,05 de ancho en G 17336 y 42697 respectivamente. Si reconstruimos este último, podría alcanzar 126 milímetros de longitud y unos 42 milímetros de ancho, con lo que la relación longitud/anchura sería de 2,98?. La sección transversal no se ha podido observar. Se ha medido el ángulo apical hipotético del espécimen reconstruido con un mínimo de 17°. Al haber tenido acceso a la región abertural, se saca en conclusión que el ángulo apical tuvo que ser mayor a esa medida citada. Surco angular ancho y profundo, ornamentado con finas costillas transversales que parecen ser coalescentes en el mismo, de flancos en cresta. Tiene un ancho aproximado de 1,90 milímetros. Caras planas o ligeramente cóncavas. Línea media apenas marcada por las costillas transversales que son coalescentes en la misma. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación consta de costillas transversales, y suaves tubérculos. Las costillas transversales atraviesan de una forma continua la línea media, o son coalescentes en la misma, y solamente alternantes en el surco angular. La densidad que se ha podido contabilizar en los fragmentos de caras que se han estudiado oscila de tres a cinco unidades en cinco milímetros. La inclinación oscila de 5° a 9° en la parte no desfigurada de estas caras, ya que en el espécimen 42697 tiene el margen facial derecho deformado, y la inclinación de las costillas transversales varía de 15° a 17°. Las costillas transversales se arquean suavemente de una forma simétrica atravesando la cara, con un tipo de conexión en arco gótico. El ángulo intercostal fluctúa de 135° a 142°. Los tubérculos son casi imperceptibles, sólo se conservan en algunas de las costillas. Tienen una forma alargada y están en una densidad aproximada de unas nueve o diez unidades en cinco milímetros. Se observan mejor en el molde positivo, G 17336. Con surcos intercostales al menos dos veces más anchos que las costillas transversales.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Al tener fragmentos de caras no se ha podido comprobar la sección transversal rectangular, ni el ángulo apical de la descripción de Johnston (1887). Lo único que se puede afirmar es que tiene que ser mayor de 17°. En el caso de los dos especímenes se ha conservado la parte media superior del exoesqueleto, por tanto, el ángulo medido no es el apical sino el abertural, y debido a que en los conuláridos el ángulo abertural siempre es menor que el apical, sólo podemos afirmar que tiene que ser mayor que los grados referidos.

Johnston (1887) describió caras planas o ligeramente convexas, pero en los fragmentos lo único que se puede observar es una superficie plana aberturalmente, y quizás algo convexa apicalmente en un molde negativo, pero podría ser efecto de la deformación. Sin embargo, en la descripción termina escribiendo que las caras sufren un plegamiento hacia el interior del exoesqueleto en las proximidades a los márgenes aberturales, con lo que contradice a esa convexidad que había señalado en un principio. En la ilustración de Fletcher (1938: pl. 26: fig.

9), del molde positivo de un ejemplar casi completo, a excepción del ápice, parece que las caras son planas en la zona media del exoesqueleto y pueden llegar a ser ligeramente cóncavas en las regiones apical y adabertural. Puede, que Johnston (1887) estudiase el molde negativo y le pareciese la superficie convexa, o que fuese un efecto de la deformación, o incluso una transcripción errónea ya que citó la convexidad y el recurvamiento en la misma descripción. No se ha podido averiguar debido a que no figuró los ejemplares en los que se basó para erigir a esta especie. También, Johnston (1887) refirió la línea media débilmente surcada, pero tampoco se ha podido observar en estos especímenes, por la misma razón. En la figura de Fletcher (1938) se puede marcar tenuemente en la región más próxima al ápice y a la abertura, justo la que no tienen los ejemplares estudiados. Por lo tanto, no se puede observar.

La densidad de las costillas transversales coincide básicamente con la descripción de Johnston (1887) al tener sólo la parte distal del exoesqueleto, al igual que la existencia de ese ligero “granulado” que observa en sus especímenes de *The Tasmanian Museum and Art Gallery* (Hobart, Tasmania, Australia), pero no se ha podido observar las citadas “estrías verticales” en los espacios intercostales, a no ser que ciertas impresiones sean rastros de las mismas, probablemente consecuencia de su estado de conservación. Lo que sí difiere, totalmente, es en la curvatura que sufren las costillas transversales en los flancos del surco angular que es adabertural en los ejemplares del Museo Británico, y nunca adapicales, ni en ninguno de los ejemplares estudiados en el mencionado Museo.

Observación:

- El nombre de *Conularia tasmanica* se debe a un error en la obra de Johnston de 1888. En un principio él elabora una lista de especies de conuláridos de Tasmania, y posteriormente en la lámina que supuestamente debería de haber figurado a *Conularia derwentensis*, la nombra *Conularia tasmanica* y la asocia con otra especie *Conularia inornata*, ambas aparecen en las Lower Marine beds. Estudiando esta ilustración se observa que concuerda totalmente con la descripción de *Conularia derwentensis*. Además *Conularia tasmanica* no fue citada en la lista de especies (Johnston, 1888: p. 16) y no se mencionó más en su obra. Por lo tanto, se ha tomado como sinónimo de *Conularia derwentensis*.
- No se han llegado a localizar las siglas de los sintipos de Johnston (1887) que figuran en *The Tasmanian Museum and Art Gallery* (Hobart, Tasmania, Australia), y por consiguiente, tampoco se ha podido designar el lectotipo de esta especie. Se podría considerar “hipotipo”, el espécimen descrito por Fletcher (253-254, pl. 26: fig. 9) que se localiza en *The Australian Museum* (Sidney, Australia), con la sigla F.36630.

***Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883)**

(Lámina 31: figuras 4-7)

* 1883 *Conularia inaequicostata* De Koninck, p. 223, pl. 54: figs. 9-11.

1940a *Conularia (Paraconularia) inaequicostata* De Koninck, 1883; Sinclair, 73-74.

1956b *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883); Moore & Harrington [cop. De Koninck 1883], p. F65, fig. 50.1.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia inaequicostata* De Koninck, 1883 de las facies Tournaisiense, Mississippense Inferior, de Bélgica. Descrito y figurado por De Koninck (1883: p. 223, pl. 54: figs. 9-11) y Moore & Harrington (1956b: p. F65, figs. 50.1a-c). Se localiza en el Musè Royal d'Histoire Naturelle de Belgique en Bruselas, sigla desconocida.

Distribución estratigráfica: Únicamente en el Carbonífero. En las facies Tournaisiense (Mississippense Inferior); y en las pizarras y horizonte noduloso de la parte más superior del Serpukhoviense (Mississippense Superior).

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Kazajstán y Siberia. Aparece en las localidades de Tournay (Bélgica); Donetsk Basin, en Berchogur (Kazajstán); y Urales del N (Rusia).

Ejemplares estudiados:

Hay tres ejemplares de esta especie. Son de las facies Tournaisiense, Mississippense Inferior. En la localidad de Tournay (Bélgica).

Tienen las siglas G 18798, G 18897 y PG 4371. El primero de ellos se incorporó a la colección del NHM en 1905 y el segundo en 1907, ambos procedentes de la *A. S. Piret Collection*; y el tercero y último en 1950 por Miss E. Goodyear que previamente lo había adquirido del Prof. E.J. Garwood Bequest.

Diagnosis: Exoesqueletos que disminuyen constantes en su forma piramidal, con ángulo apical alrededor de 20°. Línea media marcada por cambio de dirección de las costillas transversales a su paso. Estas costillas son muy finas, unas tres veces menores que los espacios intercostales. Surco angular profundo y ancho, ornamentado por costillas transversales.

Diagnosis diferencial: Se le puede relacionar, dentro de la colección que estudiamos, con *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862), *Paraconularia crustula* (White, 1880),

Paraconularia irregularis (De Koninck, 1842-1844) y *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860).

En el caso de *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883) difiere de *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862) en mayor ángulo apical, unos 23°; su menor tamaño, que no suele sobrepasar los 50 milímetros, al contrario de la otra especie que puede llegar a medir más de 150 milímetros; y la mayor densidad de costillas transversales, del orden del doble.

Si comparamos *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883) con *Paraconularia crustula* (White, 1880) observamos que difiere tanto en el tamaño, casi el doble de longitud y ancho; el ángulo intercostal es menor, al menos unos 10°; tipo de conexión de las costillas en curva flexionada y no en arco gótico que tiene *Paraconularia crustula* (White, 1880); y por último, la inclinación de las costillas transversales es próxima al doble. En el caso de *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844) difiere por su menor tamaño y menor relación longitud/anchura y el tipo de conexión que es curva flexionada y no arco gótico. Y, con respecto a *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860) difiere en un ángulo ligeramente mayor, unos 4°; el tipo de conexión de curva flexionada no está tan fuertemente recurvada a la altura de la línea media como en *Paraconularia missouriensis* (Swallow, 1860); con el doble de densidad de las costillas transversales; doble de inclinación de las costillas transversales; y la no existencia de tubérculos, ni crestas intercostales.

Ya referente con las especies que se les ha relacionado, pero que no hay ejemplares depositados en la colección británica, *Paraconularia bertshoguriensis* Vorozhbitov & Alekseev, 1992 y *Paraconularia deflexicosta* (Sandberger, 1847). *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883) difiere de *Paraconularia bertshoguriensis* Vorozhbitov & Alekseev, 1992, también de las facies Tournasiense, por su sección transversal y menor densidad de costillas transversales, del orden de las diez unidades de media en cinco milímetros, y no las 125 unidades en la misma distancia de la segunda especie citada. Y con respecto a *Paraconularia deflexicosta* (Sandberger, 1847), del Devónico Medio de Alemania, difiere fundamentalmente en no tener la línea media ligeramente surcada, sino marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales; menor dimensión, del orden de tres veces; menor ángulo intercostal, 30° menos; diferente tipo de conexión, curva flexionada y no arco gótico; y mayor inclinación de las costillas, casi el doble.

Diagnosis sensu Sinclair (1940a: p. 74): “*Shell usually large; transverse ribs strong, distant, faintly tuberculated, bending abruptly towards the apertura at the corner grooves; longitudinal striae rarely present never well developed; mid-line of the faces indicated only by the change in direction of the transverse ribs*” (Concha normalmente grande; fuertes costillas transversales, distantes, débilmente tuberculadas, que se curvan abruptamente hacia la abertura en los surcos angulares; estrías longitudinales raramente presentes y nunca bien desarrolladas; línea media de las caras indicada sólo por el cambio de dirección de las costillas transversales).

Diagnosis sensu Moore & Harrington (1956b: p. F65): *“Transverse ribs moderately strong, faintly tuberculate, abruptly bendt adaperturally at their terminations on edges of corner furrows; mid-line on faces indicated only by slight deflection of ribs along it”* (Costillas transversales moderadamente marcadas, débilmente tuberculadas, abruptamente curvadas adaberturalmente en las terminaciones de los surcos angulares; línea media de las caras indicada sólo por una débil desviación de las costillas a lo largo de la misma).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera y exoesqueleto piramidal recto. Sólo hay uno de los ejemplares (PG 4371) con los dos extremos de la cara, con lo que se ha podido reconstruir fiablemente, y tiene una longitud de 22 milímetros y un ancho de 12 milímetros, que en una reconstrucción probablemente midió 33,5 milímetros de largo y 14 milímetros de ancho. Así, la relación longitud/anchura es de 2,39. La sección transversal no se puede saber con nuestros especímenes, pero acorde con los ejemplares figurados por otros autores, es cuadrada. Ángulo apical de uno de los especímenes (PG 4371) de 23,5°. En los otros dos ejemplares se han medido ángulos apicales aproximados de unos 17° a 19°, pero no se puede asegurar estas medidas al no tener las caras completas, y ser provenientes de reconstrucciones. Surco angular característico de este género. Es profundo y ancho, ornamentado con costillas transversales. De flancos romos. Caras planas. Línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales muy finas, que son coalescentes en la línea media, y se entrelazan en el surco angular. Se ha tenido acceso a dos surcos angulares, pertenecientes a dos especímenes diferentes. Uno de ellos, G 18798, con las terminaciones de las costillas transversales que no se suelen conservar, y las que hay indican que alternan en el mismo, y en PG 4371, parecen ser coalescentes en la parte abertural, en la mitad no se conservan, y alternantes en la apical. La coalescencia puede que sea consecuencia del aplastamiento sufrido por el exoesqueleto, y el deterioro del mismo. La densidad de estas costillas es de siete unidades en la región abertural y 12 en la apical. Su inclinación oscila de 7° a 14°, predominando los 9° de inclinación. La forma de las mismas es arqueada, con conexión de tipo curva flexionada, con un ángulo intercostal de 141° en la región abertural y 138° en la apical. Amplios surcos intercostales que son al menos dos veces más anchos que las costillas transversales.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Hay uno de los dos especímenes estudiados, G 18798, que tiene una parte de la cara que deja ver la línea media, con costillas transversales que en la parte media alternan. Esto se debe, probablemente, al desmembramiento del espécimen en cuestión, ya que todos los ejemplares descritos y figurados, e incluso, el otro que hay en la colección que estudiamos, tienen todas sus costillas coalescentes en dicha línea.

A pesar de que Sinclair (1940a) describió posibles estrías longitudinales, nunca bien desarrolladas, no se han llegado a observar, ni en los especímenes de la colección, ni en los de las ilustraciones publicadas. Puede que Sinclair (1940a) malinterpretase suaves repliegues,

consecuencia de la flexibilidad del exoesqueleto, con filas longitudinales. Además no se han observado en ninguno de los especímenes que pertenecen al género *Paraconularia* Sinclair, 1940, por lo que se duda de su existencia.

Observación:

- Vorozhbitov & Alekseev (1992: p. 117) reconocieron un espécimen de *Paraconularia* aff. *inaequicostata* (De Koninck, 1883) en el Moscoviense (Pennsylvaniense Medio) de las Donets Basin, en Berghogur (Kazajstán), que sería el primero de esta especie que aparece en el Pennsylvaniense Medio.

***Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844)**

(Lámina 32: figuras 1-4)

* 1842-1844a, b *Conularia irregularis* De Koninck, 496-497, pl. 45: figs. 2a-b.

1956b *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844); Moore & Harrington, p. F65, fig. 50.4.

Serie tipo:

Neotipo: *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844) de las calizas carboníferas de Visé, del Mississipiense Medio. En la localidad de Visé (Bélgica). Se localiza en el NHM, con la sigla G 19616 (lámina 32: figs. 1-3).

3 sintipos: *Conularia irregularis* De Koninck, 1842-1844 de las calizas de Visé, del Mississipiense Medio (Carbonífero) de Bélgica. Ejemplares descritos y uno de ellos figurado por De Koninck (1842-1844a, b: p. 497, pl. 45: figs. 2a-b). Actualmente no se sabe dónde están localizados los ejemplares. En un principio De Koninck (1842-1844a) cita que el espécimen figurado pertenecía a la colección privada del paleontólogo *amateur* M. Henckelius, farmacéutico de Maestricht (Holanda).

Distribución estratigráfica: Exclusivamente en el período Carbonífero. En las calizas carboníferas de Visé (Mississipiense Medio); y en las pizarras y horizonte noduloso de la parte más superior del Serpukhoviense (Mississipiense Superior).

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia y Kazajstán. Aparece en las localidades de Visé (Bélgica); y Donets Basin, en Berchogur (Kazajstán).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de esta especie, de las *calizas carboníferas de Visé*, del Mississippense Medio (Carbonífero). En la localidad de Visé (Bélgica).

Tienen las siglas G 4865 y G 19616. Son moldes positivos que se conservan en tres dimensiones. El primero de ellos se incorporó a la colección del NHM en 1868, adquirido directamente del Prof. L. G. De Koninck; y del segundo no hay información al respecto.

Diagnosis: Exoesqueletos con una disminución uniforme hasta el tercio inferior, pasando de un ángulo abertural de 14° al apical de 23°. Surco angular ancho y profundo, atravesado por costillas transversales que son alternantes en el mismo. Línea media marcada por las costillas transversales y puede que por una ligera cresta en donde coinciden.

Diagnosis diferencial: Con las especies que se la puede relacionar son: *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843), *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862), *Paraconularia inaequicostata* (Owen, 1862) y *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821).

Paraconularia irregularis (De Koninck, 1842-1844) se asemeja a *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843) en la densidad de las costillas transversales, pero difiere, fundamentalmente, por un mayor ángulo apical, y ligeramente mayor inclinación de las costillas transversales. Si la comparamos con *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862) difiere en un ángulo apical mayor, el tipo de conexión de las costillas que es arco gótico y no curva flexionada que tiene esta última especie, mayor densidad de las costillas transversales y menor ángulo de inclinación de éstas. En el caso de *Paraconularia inaequicostata* (Owen, 1862) difiere por un mayor tamaño y mayor relación longitud/anchura y el tipo de conexión que es arco gótico y no curva flexionada. Con respecto a *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) difiere en su mayor dimensión, el tipo de conexión es arco gótico uniforme, la coalescencia de las costillas transversales en la línea media, y la falta de tubérculos y crestas intercostales adaberturales, además de un ángulo apical mayor que le confiere una apariencia menos afilada.

Otra especie con la que se le ha relacionado, pero que no figura en nuestra colección es *Paraconularia bertshoguriensis* Vorozhbitov & Alekseev, 1992, de la que difiere fundamentalmente por la coalescencia, y no alternancia, de las costillas transversales en la línea media, la densidad de estas costillas, del orden de cinco veces menor y la no existencia de crestas intercostales.

Diagnosis sensu De Koninck (1842-1844a: p. 496): "*C. testâ magnâ, elongatâ; extremitatis inferiores angulis 14° et 18°, laterum verò 85° et 105°; superficie subplanatâ, rugatâ; rugis arcuatis, approximatis, subtilissimè granulatis, lateribus oppositis aequalibus, adjacentibus verò inaequalibus*" (*C.* concha grande, alargada; extremidad inferior con ángulos de 14° y 18°, aristas entre 85° y 105°; superficie subplanar, rugosa; arrugas arqueadas, próximas, finamente granulada, caras opuestas iguales, adyacentes muy desiguales).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera y/o birradial. En el ejemplar más completo (el neotipo, G 19616) se puede medir un curvamiento de 3° en la mitad del exoesqueleto. Ninguno de los dos ejemplares está completo, midiendo entre 15 y 66 milímetros de longitud, y entre ocho y 20 milímetros de ancho. En reconstrucción de los exoesqueletos tuvieron que

haber alcanzado los 24 y 90,25 milímetros de longitud y los diez y 24,25 milímetros de ancho. La relación longitud/anchura en el ejemplar más completo es de 3,7. La sección transversal en los dos ejemplares empieza en cuadrada en la región apical, y pasa a rómbica-rectangular en uno de ellos y a rectangular en el otro, en la zona más distal. El ángulo apical es de 23°, y en el ejemplar que se ha podido medir el ángulo abertural es de 14°, observando a un tercio de la parte inferior del exoesqueleto un estrechamiento que provoca el cambio del ángulo que forman las aristas de cada cara. Surco angular característico, ancho, 0,56 milímetros, y somero, atravesado por las costillas transversales que son coalescentes en el mismo. Con flancos romos. Caras planas o algo convexas. Línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales, y puede que por una cresta de muy poco relieve, formada por las costillas transversales, y con un ancho de 0,27 milímetros. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales, que en uno de los ejemplares son coalescentes en la línea media, y en el otro, hay una cara que tiene una pequeña zona donde alternan; y son coalescentes en el surco angular. La densidad de estas costillas varía de cinco a 13 unidades en la parte más abertural de los especímenes, y de nueve a 23 en la apical. La inclinación media es de unos 9° a 10°. Tienen forma arqueada, con una conexión de tipo arco gótico. El ángulo intercostal oscila de 131,5° aberturalmente a 147,5° apicalmente. Los surcos intercostales pueden ser hasta cuatro veces más anchos que las costillas transversales.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Puede que la curvatura que tiene el exoesqueleto en su parte media se deba a la flexibilidad del mismo, ya que lo normal es encontrarlo en la región apical, y tampoco se ha podido constatar en más ejemplares. Sólo hay dos en la colección, uno de ellos es únicamente la región apical, con el ápice truncado, y el otro es en el que se ha podido medir este pequeño curvamiento.

Respecto al tamaño, De Koninck (1842-1844a: p. 496) estudió ejemplares incompletos que medían unos 100 milímetros, y sacó la conclusión que debieron de haber medido unos 150 milímetros. Sin embargo, nuestros ejemplares son fragmentos menores, uno de ellos es tan sólo la región apical y la reconstrucción no puede ser tan fiable como el otro espécimen en el que se puede observar ese estrechamiento de las aristas de una cara, con ese cambio de ángulo abertural a apical que se ha descrito, y es el que más se aproxima al tamaño descrito por De Koninck (1842-1844a) y es del único del que se ha dado la relación longitud/anchura.

Por otra parte, De Koninck (1842-1844a) refirió y figuró la sección transversal rómbica-rectangular en la región abertural, con dos aristas mayores que las otras dos. En los ejemplares aquí estudiados, corroboran aristas iguales dos a dos, pero, el ejemplar de mayor tamaño tiene una sección transversal claramente rectangular. Seguramente esta discordancia se deba a efectos *postmortem* en el espécimen figurado por De Koninck (1842-1844a).

También, De Koninck (1842-1844a) describió ángulos apicales menores, que coinciden con el abertural del espécimen de mayor tamaño que se ha estudiado, 14°. Esto se explica al

observar la figura publicada por De Koninck (1842-1844a: pl. 45: fig.2a) que comparándola con el espécimen del Museo Británico se diferencian en que el De Koninck es un fragmento más incompleto que el nuestro, sin mostrar una disminución importante del exoesqueleto, como la que se puede observar en la región apical de todos los conuláridos en general. Por tanto, esto nos indica que los especímenes estudiados por De Koninck tuvieron que haber medido menos de los 150 milímetros una vez reconstruidos, acorde a la ilustración publicada, que se supone que debe de ser el mejor ejemplar de los tres para los que erigió esta especie.

Las costillas transversales deben de ser coalescentes en la línea media, a pesar de existir en una de las caras de un ejemplar, una zona donde se pueden contar, sólo, 14 costillas transversales que alternan. Esto se debe a la deformación del espécimen que, además, provoca una ligera convexidad del exoesqueleto en dicha zona.

La mayor variación entre los ejemplares de esta especie se puede observar en la densidad de las costillas transversales, de cinco a 23 unidades en cinco milímetros. Puede estar relacionado con el tamaño de los especímenes, teniendo mayor densidad los ejemplares de menor dimensión.

Observaciones:

- Kiderlen (1937) incluye *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844) en las formas piramidales curvadas, con lo que coincidiría con la torsión que se observa en la mitad de uno de los ejemplares estudiados.
- Hay un ejemplar en la colección británica que está determinado con nomenclatura abierta como *Paraconularia* cf. *irregularis* (De Koninck, 1842-1844) ya que es un fragmento en el que no se pueden ratificar las características determinantes del taxón. Siglado como G 306. Es de la Carboniferous Limestone del Mississipiense, de la localidad de Bolland, Yorkshire (Inglaterra), perteneciente al paleocontinente de Avalonia.

***Paraconularia lae* sp. nov.**

(Lámina 32: figuras 5-8)

non 1845 *Conularia levigata* Morris, p. 290, pl. 18: figs. 9a-b.

non 1849 *Conularia levigata* Morris, 1845; Dana, p. 710, pl. 10: fig. 9.

non 1969 *Notoconularia levigata* (Morris, 1845); Thomas [cop. Dana 1849], 1287-1289, pl. 150: figs. 1-5.

Derivatio nominis:

Esta especie está dedicada a mi madre Consuelo Lara, y lleva su apellido.

Serie tipo :

Holotipo : *Paraconularia larae* sp. nov. de la Zechstein Formation (Lopingiense, Pérmico), en la localidad de Baitungan, E de Kamishla (Rusia). Se localiza en el NHM con la sigla G 22095 (lámina 32: figs. 5-6).

Paratipo: *Paraconularia larae* sp. nov. de la Zechstein Formation (Lopingiense, Pérmico), en la localidad de Baitungan, E de Kamishla (Rusia). Se localiza en el NHM con la sigla G 22096 (lámina 32: figs. 7-8).

Distribución estratigráfica: Zechstein Formation (Lopingiense, Pérmico).

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Báltica, en Baitungan, E de Kamishla, NE de Samara (Rusia).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de este taxón, holotipo y paratipo. Su distribución y localidad es la que se ha citado más arriba: Zechstein Formation (Lopingiense, Pérmico), en la localidad de Baitungan, E de Kamishla (Rusia). Las siglas son: G 22095 (holotipo) y G 22096 (paratipo). Estos especímenes fueron donados por I. A. Stigand en 1912.

Diagnosis: Ángulo apical con 16º de media. Finas costillas transversales que, principalmente, alternan en línea media y surco angular, sin llegar a entrelazarse en éste. Cuando sobrepasan el flanco y entran en el surco sufren un recurvamiento adabertural. Costillas transversales con diminutos tubérculos, dando apariencia dentada a las mismas.

Diagnosis diferencial: Se diferencia de *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883) por las costillas transversales que fundamentalmente alternan en la línea media y en ningún caso son siempre continuas en la misma; por un menor ángulo apical; mayor dimensión, al menos el doble de longitud; y mayor relación longitud/anchura, que es de al menos tres; menor densidad de las costillas transversales, de casi la mitad; y por la existencia de tubérculos.

Se diferencia de *Conularia subcarbonaria* Meek & Worthen, 1865 por: menor tamaño, al menos dos veces y media menos; menor densidad de las costillas transversales; tubérculos; y menor grosor de las costillas transversales.

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueleto recto. Ejemplares incompletos que conservan parte de la cutícula del exoesqueleto con un brillo nacarado. En el caso del holotipo, que es el ejemplar más pequeño, pero más completo, tiene una longitud de 66 milímetros y un ancho de 23 milímetros; y el paratipo tiene 54 y 25 milímetros de longitud y ancho respectivamente. Reconstruyéndolos pueden dar longitudes entre 80 y 114 milímetros, y anchos que varían de 27 a 27,5 milímetros. La relación longitud/anchura de estos especímenes fluctúa entre 2,96 a 4,14. Sección transversal desconocida, probablemente

cuadrada. Ángulo apical de 19° en el holotipo y 13,5° en el paratipo. Amplio y somero surco angular, con un ancho que oscila alrededor de 1,60 milímetros. Los flancos del surco angular son ligeramente romos. Las caras son planas o algo cóncavas apicalmente. Línea media marcada por las costillas que al alcanzar la misma suelen alternar. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

Los elementos ornamentales son las costillas transversales y los tubérculos que portan éstas. Las costillas transversales pueden alternar o ser continuas en la línea media, aunque lo normal es que alternen, al igual que en el surco angular. Sólo parece que coinciden dos costillas transversales con las de la otra cara adyacente en uno de los márgenes faciales del holotipo. Cuando atraviesan los flancos del surco angular sufren un fuerte recurvamiento adabertural de unos 115°, hasta llegar a alternar con las de la cara adyacente. La densidad de las costillas transversales oscila entre 4,5 y seis unidades en cinco milímetros, de la región abertural a la apical respectivamente. En el paratipo sólo se han distinguido cinco unidades en cinco milímetros a lo largo de todo el fragmento. La inclinación de estas costillas de 10° a 15° en el holotipo, dependiendo del margen facial donde se haya tomado la medida, y en el paratipo hay mayor variabilidad, de 5° a 15°. La forma de las costillas es arqueada, aumentando su curvatura adapicalmente. El tipo de conexión es curva flexionada y arco gótico flexionado en el holotipo y, únicamente, curva flexionada en el paratipo. El ángulo intercostal fluctúa entre 136° a 158° de la región abertural a la apical en el holotipo, siendo más homogéneo en el paratipo, de unos 146°. Los tubérculos tienen una forma semiesférica, situándose en la cima de las costillas transversales, a las que dan un aspecto serrado, sin llegar a unirse entre ellos. La densidad de los tubérculos es de 15 unidades en cinco milímetros. Con surcos intercostales lisos, ligeramente más anchos que las costillas transversales. El ancho de la costilla suele ser de 0,70 milímetros, y el del surco intercostal de un milímetro.

No tienen terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Al ser el holotipo la forma más completa, sus medidas son las más fiables, como la relación longitud/anchura que es cercana a tres y el ángulo apical que es de 19°. Los 13,5° del paratipo deben referirse al ángulo abertural, y no al apical. Por otra parte, podemos ver una variación en el ángulo intercostal y en el tipo de conexión desde la parte más distal a la proximal en el holotipo, que no se observa en el paratipo.

En lo que se refiere a la inclinación de las costillas debe situarse entre los 10° y 15°, la mayor variabilidad que se observa en el paratipo se debe a la deformación del espécimen en cuestión.

Observaciones:

- Estos especímenes estaban determinados como *Conularia* sp. y, anteriormente, como *Conularia laevigata* Morris, 1845. Es obvio que no pertenecen a esta última especie, que se incluye en el género *Notoconularia* Thomas, 1969, caracterizado por un surco angular dividido en dos, con una cresta mesial.

- El holotipo parece haber sufrido una herida subletal de la que se recuperó, ya que se observan costillas transversales con una disposición irregular en la parte del exoesqueleto donde fue atacado.

***Paraconularia maculosa* (Slater, 1907)**

(Lámina 33: figuras 1-3)

v* 1907 *Conularia tenuis* var. *maculosa* Slater, p. 23, pl. 2: fig. 4.

Serie tipo:

De la colección de Slater hay cinco sintipos de la que cogemos (Slater, 1907: p. 23, pl. 2: fig. 4) el lectotipo, y los otros pasan, por tanto, a ser paralectotipos.

Lectotipo: *Paraconularia maculosa* (Slater, 1907) de la Crangopsis Bed, Calciferous Sandstone Measures, del Mississippian Medio (Carbonífero), de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 23, pl. 2: fig. 4). Se localiza en el NHM con la sigla G 17663 (lámina 33: figs. 1-2).

4 paralectotipos: *Paraconularia maculosa* (Slater, 1907) de la Crangopsis Bed, Calciferous Sandstone Measures, del Mississippian Medio (Carbonífero), de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia). Descritos por Slater (1907: p. 23). Uno de ellos se localiza en el NHM con la sigla G 19134 (lámina 33: fig. 3), del resto no se sabe paradero, ni sigla.

Distribución estratigráfica: En la Crangopsis Bed, Calciferous Sandstone Measures (Mississippian Medio, Carbonífero).

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Laurencia, en la localidad de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de esta especie de la Crangopsis Bed, Calciferous Sandstone Measures, del Mississippian Medio (Carbonífero). En la localidad de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia).

Tienen las siglas: G 17663 (lectotipo) y G 19134 (paralectotipo), y no se tiene registrado el origen de estas piezas en el Museo.

Diagnosis: Torsión apical menor de 9°. Relación longitud/anchura de 11. Ángulo apical pequeño, entre 10° y 13°. Línea media marcada por costillas transversales o por cresta. Costillas transversales dos veces más estrechas que los surcos intercostales. Tipo de conexión de arco gótico. Septo marcado externamente por una cresta discontinua. Surcos intercostales lisos.

Diagnosis diferencial: La especie con la que se le puede relacionar es *Paraconularia tenuis* (Slater, 1907), de la que fue considerada una variedad. Difiere de la misma en costillas transversales dos veces, y no tres, más estrechas que los surcos intercostales, en la existencia de pequeños tubérculos en las costillas transversales, y en los surcos intercostales lisos.

Diagnosis sensu Slater (1907: 22-23): “*ridges slightly wider, and their summits ornamented with a row of small round tubercles*” (crestas ligeramente más anchas, y sus cimas ornamentadas con una fila de pequeños tubérculos redondeados).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera. Uno de los especímenes, con parte de la región apical (G 19134), tiene una torsión de 5°. La longitud de los fragmentos varía entre 30,90 y 54 milímetros, y el ancho de 13 a 11 milímetros respectivamente; y probablemente tuvieron que alcanzar los 100 milímetros de longitud y 14 milímetros de ancho, con una relación longitud/anchura de 7,14. La sección transversal parece que tuvo que ser cuadrangular. El ángulo apical fluctúa entre los 11° y 12°. Surco angular somero, de flancos romos. Caras planas. Línea media marcada por las costillas transversales que pueden ser coalescentes o alternantes, o por una cresta discontinua. No se han observado líneas secundarias ni accesorias.

La ornamentación está formada por finas costillas transversales tuberculadas, que son mayoritariamente coalescentes en la línea media, o pueden también ser alternantes en el mismo espécimen, y solamente alternantes en el surco angular. Tienen una densidad de cinco a seis unidades en la región abertural, y de seis a siete unidades en cinco milímetros en la región apical. La inclinación de las costillas fluctúa entre 11° y 24°. Tienen una forma arqueada con un tipo de conexión en arco gótico. Ángulo intercostal de 130° a 142°. Tubérculos esféricos muy pequeños, con una densidad de 40 unidades en cinco milímetros. Estos tubérculos pueden tener sus bases unidas en el sentido transversal, sobre las costillas transversales. Surcos intercostales lisos, dos veces más anchos que las costillas transversales.

El septo que recorre el interior del exoesqueleto a la altura de la línea media se puede reflejar en el molde negativo mediante una elevación intermitente a lo largo de la línea media. No se han observado terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Puede que la relación longitud/anchura dada más arriba no sea la verdadera, debido al estado de conservación del espécimen más completo (G 19134), pero se ha dado de una manera orientativa.

Observaciones:

- Al igual que se ha observado en especímenes de *Paraconularia tenuis* (Slater, 1907) la probabilidad de encontrar torsión es mayor cuanto más completos estén los ejemplares, ya que ambas especies sufren torsión en su región apical.

***Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821)**

(Lámina 33: figuras 4-8; lámina 34: figuras: 1-8; lámina 35: figuras 1-9)

- 1793 "*curious fossils*" Ure, p. 330, pl. 20: fig. 7.
- * 1821 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, p. 107, pl. 260: figs. 4-5.
- v 1840 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Sowerby, pl. 4: fig. 2.
- 1843 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Portlock, p. 393, pl. 29A: figs. 4-5.
- 1845a *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Sowerby, p. 304.
- 1845b *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Sowerby, pl. 260: figs. 5-6.
- 1847 *Conularia tubericosta* Sandberger, p. 21, pl. 1 : fig. 12.
- 1855 *Conularia quadrisulcata* (Miller in Sowerby); McCoy, p. 520.
- 1873 *Conularia clavus* Salter, p. 153.
- 1902 *Conularia quadrisulcata* Miller in Sowerby, 1821; Reed, pl. 6: fig. 1b.
- 1902 *Conularia clavus* Reed, p. 122.
- v 1907 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Slater, p. 26, pl. 3: figs. 2-6.
- 1927 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Zittel, p. 572: fig. 1075.
- 1937 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821; Kiderlen [cop. Reed 1902], fig. 16.
- 1939 *Conularia (Conularia) quadrisulcata* Sowerby; Bouček [cop. Slater 1907], A120-A121, fig. 4b.

Serie tipo:

Neotipo: *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) de las Coal Measures del Pennsylvaniense Medio-Superior (Carbonífero), de Salop (Inglaterra). Actualmente en el NHM, con la sigla C 3448 (lámina 33: figs. 4-5). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 26, pl. 3: fig. 3).

2 sintipos: *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821 del Mississippense (Carbonífero), de Dudley y Bristol (Inglaterra). Descritos y figurados por Sowerby (1821: p. 107, pl. 260: figs. 4-5; 1845a, b: p. 304, pl. 260: figs. 5-6). Ningún autor posterior cita ubicación alguna para los especímenes.

Actualmente no se sabe dónde están localizados, por lo que se ha propuesto la asignación de un neotipo.

Distribución estratigráfica: Devónico Superior-Carbonífero. En el Pilton Group del Devónico Superior; y en las capas estratigráficas de Bernician Redesdale I Shale, Calciferous Sandstone Measures (*Crangopsis* Bed), Camb Beck Shales, Culm, Oberer Kohlenkalk, Pilton Group, Viseense del Mississippense; y Coal Measures del Pennsylvaniense Medio-Superior.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Kazajstán y Laurencia. En Avalonia aparece en las localidades: Bewdley, en Worcestershire (Inglaterra); Billingham, en Durham (Inglaterra); Bristol (Inglaterra); Coalbrookdale, Farlow, Modelay y Salop, en Shropshire (Inglaterra); Codden Hill y Frankmarsh, en Devonshire (Inglaterra); en Derbyshire (Inglaterra); Dublín (Irlanda); Bolland, Eccup y Ribblehead, en Yorkshire (Inglaterra); Far House Barn y Hardrow Sear, en Yorkshire (Inglaterra); Keswick, en Westmmorland (Inglaterra); Martley, en Worcestershire (Inglaterra); Redesdale, en Northumberland (Inglaterra); y Shap y Lowick, en Cumbriashire (Inglaterra); probablemente en Tournay (Bélgica) (De Koninck, 1842-1844a: p. 497). En Kazajstán en la región de Mugodzhary (Kazajstán). En Laurencia en: Carluke, en Lankarshire (Escocia); Etie y Roscobie, en Fifeshire (Escocia); Thorneybank y Thornliebank, en Renfrewshire (Escocia), y Williamswood, en Glasgow (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 135 ejemplares de esta especie de Pilton Group, del Devónico Superior; Bernician Redesdale I Shale, Calciferous Sandstone Measures (*Crangopsis* Bed), Camb Beck Shales, Culm, Viseense del Mississippense Medio; y Coal Measures del Pennsylvaniense Medio-Superior.

Aparecen en las localidades de Bewdley, en Worcestershire (Inglaterra); Billingham, en Durham (Inglaterra); Codden Hill, en Devonshire (Inglaterra); Coalbrookdale, Farlow y Modeley, en Shropshire (Inglaterra); en Derbyshire (Inglaterra); Dublín (Irlanda); Bolland, Eccup y Ribblehead, en Yorkshire (Inglaterra); Far House Barn y Hardrow Sear, en Yorkshire (Inglaterra); Frankmarsh, en Devonshire (Inglaterra); Keswick, en Westmmorland (Inglaterra); Martley, en Worcestershire (Inglaterra); y Redesdale, en Northumberland (Inglaterra). En Laurencia en: Carluke, en Lankarshire (Escocia); Etie y Roscobie, en Fifeshire (Escocia); y Thorneybank y Thornliebank, en Renfrewshire (Escocia).

Un espécimen está sin siglar y el resto siglados como 1689-1690, 38348, 43843, 46784 (con ésta están registrados 30 ejemplares), 48818 (con ésta están registrados dos ejemplares), 52576 (con ésta están registrados dos ejemplares), 66697, 97683, C 3448 (neotipo), G 39, G 61 (con ésta están registrados dos ejemplares), G 270, G 364, G 803 (con ésta están registrados dos ejemplares), G 3480, G 4014, G 4428 (con ésta están registrados nueve ejemplares), G 4454, G 5310, G 6697-G 6698, G 8305 (con ésta están registrados 16 ejemplares), G 8808 (con ésta están registrados seis ejemplares), G 10321, G 12434 (con ésta están registrados cuatro ejemplares), G 19128, G 19131-G 19133, G 19135-G 19139, G 20659 (con ésta están registrados dos ejemplares), G 24051, G 26797-G 26798, G 40810, G 40811 (con ésta están registrados cuatro ejemplares), G 41201-G 41203, G 41207-G 41218, PG 4254, PG 4344-PG 4345, PG 4444 y PG 4480.

Los ejemplares de esta especie en el NHM provienen de diferentes colecciones privadas que han sido legadas o vendidas o proceden de algún intercambio con otro museo como con el *Shrewsbury Museum & Art Gallery* (Shrewsbury, Reino Unido) en 1956, con el ejemplar PG 4444 de Coalbrookdale.

Cronológicamente estas adquisiciones y donaciones son de Bolland, en Yorkshire, adquirido de la *Gilberstone Collection* en 1841 (G 270); Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra), donados por S. P. Pratt en 1857 (G 19131-G 19133); sin localidad, de Inglaterra, comprado a J. C. Sowerby en 1860 (43843); Martley, en Worcestershire (Inglaterra), comprado a la *Bowerbank Collection* en 1865 (97683); Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra), comprado a la *Etheridge Collection* en 1869 (66697); Farlow, en Shropshire (Inglaterra), comprado a la *Baugh Collection* en 1870 (G 19128); Carluke, en Lankashire (Escocia), donado por J. Purdue en 1870 (46784); Modeley, en Shropshire (Inglaterra) donado por H. Pearce en 1883 (G 803); Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra) y Redesdale, en Northumberland (Inglaterra), donados por J. E. Lee en 1885 (G 4428 y G 4454 respectivamente); Roscobie en Fifeshire (Escocia), comprado a T. Stock en 1885 (G 3480); Derbyshire (Inglaterra), donado por F. Harford en 1889 (G 5310); Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra), comprados al Prof. Prestwich en 1894 (G 8305, G 8808); Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra), comprado a M. Morton en 1900 (G 12434); Eccup, Yorkshire (Inglaterra), legado por C. Birley en 1907 (G 20659); Settle, en Yorkshire (Inglaterra), Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra), Thornliebank, en Renfrewshire (Escocia), y Redesdale, en Northumberland (Inglaterra), adquiridos de la *Wheelton Hind Collection* en 1921 (G 41200-G 41203 y G 41207-G 41218); Billingham, en Durham (Inglaterra) donados por Dr. Stanley Smith en 1921 (26797-26798); Settle, en Yorkshire (Inglaterra), legado por P. Roscoe en 1924 (G 40810); Etie, en Fifeshire (Escocia), donado por J. A. Moy-Thomas en 1938 (PG 4254); Coalbrookdale y Modeley, en Shropshire (Inglaterra), donados por *R. Templeman Collection* en 1948 (PG 4345 y PG 4344 respectivamente); Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra), por intercambio con el *Shrewsbury Museum & Art Gallery* (Shrewsbury, Reino Unido) en 1956 (PG 4444); sin especificar localidad donado por A. J. Charig en 1959 (38348); Thorneybank, en Renfrewshire (Escocia) donado por R. Chaplin en 1960 (PG 4480); sin localidad, donado por los directores del *King's School* en 1960 (sin sigla); Codden Hill, en Devonshire (Inglaterra), donado por J. G. Hamling sin fecha registrada (G 24051); y de Dublín (Irlanda), donado por Steven sin fecha (1689).

Diagnosis: Ángulo apical pequeño, media de 12°. Surco angular ancho y profundo, con costillas transversales que alternan entrelazándose. Línea media marcada por cambio de dirección de costillas transversales. Éstas sufren curvamiento adabertural al paso por flancos del surco angular. Puede tener pequeños tubérculos sobre costillas transversales, y más raramente crestas intercostales adaberturales. Terminación abertural lobulada.

Diagnosis diferencial: Obviamente *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) se le podría relacionar con *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845) de la que se diferencia por el ancho y densidad de las costillas transversales. Así, los especímenes carboníferos tienen las costillas transversales más anchas y están en menor densidad que los silúricos, del orden de la mitad.

Además, son de mayores dimensiones, con caras planas, y no convexas, y con terminaciones aberturales lobuladas, y no triangulares como en la especie silúrica.

Con otras especies que se le puede relacionar son: *Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938) del Pérmico, *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844) del Carbonífero y *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855) del Silúrico, Devónico Inferior y Pennsylvaniense. La primera especie se parece en las costillas transversales entrelazándose en el surco angular. Pero, *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) difiere de esa especie por un ángulo apical menor, mayor densidad de las costillas transversales y fuertes tubérculos y con mayor densidad. Difiere de la segunda en que en la línea media nunca puede estar marcada por una cresta, por bajo relieve que tenga, y las costillas transversales suelen alternar en el surco angular. Además, frecuenta un ángulo apical menor, dándole una apariencia más afilada, y con menor densidad de costillas transversales. Respecto de la tercera especie difiere en mayor ángulo apical, mayor ángulo intercostal y menor densidad de costillas transversales.

Una especie que no figura en la colección británica, pero que otros autores han comparado es *Paraconularia bertshoguriensis* Vorozhbitov & Alekseev, 1992, de la que difiere fundamentalmente en mayor tamaño, mayor ángulo intercostal, menor densidad de costillas transversales, del orden de cinco veces menor y la no existencia de crestas intercostales adapicales.

Diagnosis sensu Sowerby (1845a: p. 304): “*Coquille pyramidale, droite, sillonnée transversalement, striée longitudinalement; un sillon aux quatre angles*” (Concha piramidal, recta, surcada transversalmente, estriada longitudinalmente; un surco en cada una de las cuatro aristas).

Diagnosis sensu McCoy (1855: p. 520): “*Moderately tapering, section rhomboidal; when held with one of the obtuse lateral angles in front, and the apex downwards, the left face is a little smaller than the right-hand one; longitudinal furrows at the angles strongly marked; a delicate fissure runs down each face nearly in the centre, corresponding with the salient angles of the transverse plicae, of which latter it often interrupts the continuity; salient angles of the transverse plicae 145° at about one inch from the apex, at which distance there are about three plicae and two intervening hollows in the space of one line; the intervening hollows nearly twice as wide as the ridges, and marked with coarse longitudinal striae, twice their thickness apart, which granulate the angulated ridges; apical angle of the two broad faces about 20°, of the two narrow ones about 13°. Length of rather small specimen one inch nine lines*” (Disminuye moderadamente, sección rómbica; cuando concuerda uno de los ángulos laterales obtusos delante, y el ápice hacia abajo, la cara izquierda es un poco más pequeña que la de la derecha; surcos longitudinales en las aristas fuertemente marcados; una delicada fisura recorre hacia abajo cada cara cerca del centro, correspondiendo con los prominentes ángulos de los pliegues transversos, de los cuales es, a menudo, interrumpida la continuidad; los prominentes ángulos de los pliegues transversos son de 145° a una pulgada del ápice; en tal distancia hay unos tres pliegues y dos surcos intercostales en el espacio de una línea (de las que se divide la pulgada); los surcos intercostales son cerca de dos veces tan anchos como las crestas, y marcados con gruesas estrías longitudinales; dos veces su espesor aparte, el cual

granula las crestas angulosas; ángulo apical de las dos caras anchas de unos 20°, de las dos estrechas de unos 13°. Longitud del espécimen bastante pequeño, una pulgada y nueve líneas).

Diagnosis sensu Slater (1907: p. 26): *"Shell varies much in size and tapers uniformly; cross-section square. Faces equal, flat; apical angle about 14°. Marginal grooves well marked, with angular base and edges; facial grooves inconstant. Aperture partially closed by four short lobes bent down at right angles to the axis; apex sharply pointed; apical septa rarely seen, gently convex. Ornamentation increasing in coarseness with the increase in the size of the specimen. Ridges well defined; in medium-sized specimen (Pl. III, fig. 2) 8-10 in 5 mm; forming an average angle of 140° across the face; studded with small round tubercles. Furrows smooth"* (La concha varía mucho en tamaño y disminuye uniformemente; sección transversal cuadrada. Caras iguales, planas; ángulo apical de unos 14°. Surcos marginales bien marcados, con bordes y base angular; surcos faciales inconstantes. Abertura parcialmente cerrada por cuatro lóbulos doblados en ángulo recto al eje; ápice muy puntiagudo; septos apicales raramente vistos, suavemente convexos. Ornamentación aumentando en grosor con el aumento del tamaño del espécimen. Crestas bien definidas; en el espécimen de tamaño medio (Pl. III, fig. 2) 8-10 en 5 mm; formando un ángulo promedio de 140° a lo largo de la cara; adornada con pequeños tubérculos redondeados. Surcos lisos).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera o birradial. De los 123 especímenes de este taxón que se han estudiado, se han observado dos con una ligera torsión, entre 4,5° y 19,5° (G 41207 y G 40811 respectivamente). La longitud varía entre 33,88 y 190,63 milímetros, y el ancho entre 7,5 y 39,13 milímetros. La relación longitud/anchura oscila entre 3,29 y 5,81. La sección transversal puede ser rómbica, rectangular, e incluso una sección cuadrada perfecta. El ángulo apical varía de 10° a 21°, siendo más abundante los 12°. El ángulo abertural se encuentra entre los 7° y 12°. Surco angular ancho y profundo, ornamentado con costillas transversales, con un ancho de 0,1 a 0,8 milímetros. Flancos romos. Caras planas. Línea media marcada fundamentalmente por el cambio de dirección de las costillas transversales, y puede mostrar un surco muy somero, formado por la interacción de las costillas transversales. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales, que en la línea media pueden alternar o ser coalescentes en un mismo espécimen, y en el surco angular son alternantes. Cuando lo atraviesan se doblan aberturalmente, entrelazándose con las de la cara adyacente. Pueden, incluso, bifurcarse en los flancos del surco angular. La densidad de estas costillas oscila entre cuatro y 18 unidades en cinco milímetros en la región abertural, y entre cinco y 20 en la apical. La inclinación es muy variada, de 4° a 25°, pero dominando ángulos entre 10° y 12°. Se han observado tres tipos de conexión de las costillas transversales: arco gótico, curva angulosa y arco gótico flexionado. Se han podido encontrar distintos tipos de conexión en un mismo espécimen, arco gótico flexionado y curva angulosa. La conexión que más predomina es arco gótico. El ángulo intercostal oscila de 137° a 156°, siendo más abundante 147°.

Se han observado en algunos especímenes (G 3480, G 19135, G 40811, G 41207, G 41209, G 41214, PG 4344 y PG 4380), pequeños y distantes tubérculos en las costillas transversales, su forma suele ser esférica, dando un aspecto de pequeños dientes, en una densidad de 20 a 45 unidades en cinco milímetros. Y en otros (G 41209, PG 4344) se observan impresiones de crestas intercostales adaberturales, de 20 a 45 unidades en cinco milímetros.

Los surcos intercostales que separan las costillas suelen tener casi el mismo ancho, o ligeramente superior, sin ser nunca el doble que las propias costillas transversales.

La abertura es del tipo lobulada (G 19135, G 41207), formada por terminaciones aberturales cortas que están cerrando parcialmente el exoesqueleto. Se han encontrado algunos ejemplares con ápice normalmente puntiagudo, y raramente con tabique apical, con su característica forma convexa.

Discusión: La decisión de Sowerby (1821) de agrupar bajo el nombre *Conularia quadrisulcata* a especímenes diferentes y pertenecientes a dos períodos distintos, Silúrico y Carbonífero, lleva a numerosos autores a elucubrar posibles nombres para separarlos. La gran mayoría acogen el citado nombre para los ejemplares carboníferos y adoptan el nombre de *Conularia sowerbyi*, erigido por DeFrance in Blainville (1828), para los ejemplares silúricos. Fue seguido y descrito por E. de Verneuil in Murchison *et al.* (1845) y Slater (1907) entre otros. Sin embargo, McCoy (1855) propone *quadrisulcata* para la especie silúrica, basándose en el espécimen figurado por Sowerby (1821: pl. 260: fig. 4) encontrado por el Reverendo de Gloucester, B. Plumtree, en la caliza de transición, que posteriormente llegó a manos de S.A. Miller, y éste erigió el género *Conularia* fundamentándose en tal espécimen (Sowerby, 1821). Sin embargo, él mismo, McCoy (1855), cuando describe *Conularia quadrisulcata* le asigna un espécimen, de las figuras de Sowerby (1821: fig. 5) carbonífero, contradiciendo su conjetura previa en el apartado de *Conularia cancellata* Sandberger, 1847. Probablemente, McCoy aludió a la figura cinco y no a la cuatro, según la versión francesa de la obra de James Sowerby de 1845a: "*Conchyliologie minéralogique de la Grande Bretagne*". Yo misma he tenido esa confusión a la hora de revisar la bibliografía. Por una parte la descripción de Sowerby (1821) se basaba en la representación de un espécimen (fig. 4) que no era el mismo al que tenía en la versión francesa (Sowerby, 1845b: fig. 5), que fue la primera descripción de esta especie que tuve en mis manos, y sin embargo referencias posteriores de otros autores, como Fletcher (1938), no dudaban en asignarlo al ejemplar de la versión original. Y, no fue hasta que comprobé que estaba equivocado el número de la figura en la versión francesa, hasta que comprendí la afirmación de McCoy respecto a *C. quadrisulcata* contradiciendo su previa reflexión del citado nombre para los ejemplares silúricos.

Por último, Sandberger (1847) llega a la conclusión que habría que renunciar por completo a tales denominaciones, ya que son dos especies distintas, y que el tipo de una de ellas, es asignado a otra especie. Es por lo que Sandberger (1847) crea *Conularia cancellata* Sandberger, 1847 para los especímenes silúricos y *Conularia creni-jugata* para los carboníferos. Propuesta que apenas ha sido secundada, a excepción de algunos autores suecos con los especímenes silúricos.

Reconociendo que pertenecen a dos especies distintas, desde aquí seguiré la tendencia de denominar *P. quadrisulcata* a los especímenes carboníferos y *M. sowerbyi* a los silúricos.

La torsión del exoesqueleto que se ha encontrado en algunos especímenes tiene que ser ocasional, ya que no es lo normal. Probablemente se deba a la flexibilidad del exoesqueleto unido a las condiciones de enterramiento.

Aunque McCoy (1855: p. 520) describe que los ejemplares tienen que tener longitudes que rondan los 50 milímetros, se han encontrado varios que la superan sobradamente, pero lo que sí es cierto es que la mayoría se sitúa entre los 30 y 60 milímetros, corroborando la descripción de McCoy. Slater (1907) justifica la variabilidad del tamaño a las diferentes etapas de crecimiento de estos organismos. Por otra parte, McCoy (1855) describe sección transversal únicamente rómbica para este taxón, pero esto es debido a que describe los especímenes figurados por Sowerby (1821: pl. 260), pero dentro de estas figuras de Sowerby, se puede observar el espécimen de la figura cinco con una sección rectangular. En la gran colección del NHM se puede encontrar cualquiera de las secciones citadas más arriba, aunque la más abundante es la rómbica, también está el espécimen estudiado e ilustrado por Slater (1907: pl. 3: fig. 3), sigla 3448, con una sección cuadrada perfecta, además de otros en igual o mejor estado de conservación con la misma sección. Además, describe que el ángulo apical oscila entre 13° y 20°, dependiendo si se mide en la cara más ancha o en la más estrecha. En la colección estudiada el ángulo apical se sitúa entre los 10° y 21°, con lo que habría un pequeño incremento en su variabilidad, que se podría explicar por el gran número de ejemplares estudiados. Sin embargo, Slater (1907) cita un ángulo apical menor, 14°, que se encuentra dentro de la diversidad estudiada, y muy próximo al más abundante en la colección británica, que es de 12°.

Slater (1907) menciona que la densidad de las costillas transversales en un espécimen de tamaño medio es de ocho a diez unidades en cinco milímetros, concordando con las medidas tomadas en los ejemplares del Museo Británico. Además, cita surcos intercostales lisos, y es evidente que lo son en el 95% de los ejemplares, pero se han observado algunos que tienen impresiones de pequeñas crestas intercostales adaberturales que, probablemente, tuvieron y no se ha llegado a conservar.

Observaciones:

- Se ha podido comprobar que el tercer volumen de James Sowerby en el que se describe la especie *Conularia quadrisulcata*, es de 1821 (figura 52), aunque muchas de las referencias al mismo, al igual que el genérico *Conularia* Miller, le citan en el año 1818, o en 1820 como Sinclair (1948a) en su tesis.
- Muchos de los especímenes estudiados aparecen en nódulos silíceos de las Coal Measures, y se puede decir que el estado de conservación es muy bueno, especialmente los del Pennystone Ironstone de las Coal Measures, que pueden conservar la cutícula del exoesqueleto, con un tono marronáceo característico. El ejemplar que destaca sobre todos los demás es el PG 4480 que está completo y se conserva en tres dimensiones. Es del

“*Lower Carboniferous*” de Thorneybank, Glasgow; ejemplar donado por R. Chaplin en 1960. Éste destaca incluso sobre el que figuró Slater (1907: pl. 3: fig. 3) que es otro de los ejemplares con una conservación sorprendente.

- Es de destacar el espécimen siglado como 38348 (figura 56) por la cicatriz que exhibe próxima a un surco angular, en la parte media del exoesqueleto. Acorde a la clasificación de las heridas que pueden sufrir los conuláridos según Babcock *et al.* (1987a) y Mapes *et al.* (1989) sería la más grave de las subletales, del tipo corrosión con pérdida del exoesqueleto, consecuencia del ataque “letal” del depredador que no llegó a matar al conulárido.
- Slater (1907) fue la primera en incluir en la lista de sinonimias del taxón que nos ocupa, a *Conularia clavus* Reed, 1902, a pesar de aparecer en la Wenlock Limestone, en Dudley, en Worcestershire. Este espécimen estaba, supuestamente, en la *Fletcher Collection* del *Woodwardian Museum* (University of Cambridge, Reino Unido), con la sigla a.878, actualmente *The Sedgwick Museum of Earth Sciences* (University of Cambridge, Reino Unido). Pero, en la actualidad, su conservadora, la Dra. Liz Harper, asegura no tener ningún conulárido en sus colecciones. Dicho ejemplar, según Slater (1907), es idéntico a los de los nódulos ferríferos de las Coal Measures, y diferente de los de la Wenlock Limestone, por lo que concluye que debe haber un error en la capa estratigráfica a la que pertenece. Una vez estudiados los ejemplares en los que se basó Slater (1907) para tal afirmación, a excepción del de Cambridge, al que no hemos tenido acceso, pero del que se ha estudiado su descripción y figura, se secunda desde aquí esta sinonimia.
- Probablemente esta especie aparece en el Pérmico de Tasmania. Kiderlen (1937: fig. 23) figuró un espécimen que determinó con nomenclatura abierta como *Conularia* cf. *quadrisulcata* Sowerby, 1821 que tiene un sorprendente parecido con este taxón. Dicho ejemplar tiene el surco característico de *Paraconularia* Sinclair, 1940, con costillas transversales que alternan en el mismo, y línea media formada por costillas transversales que pueden ser coalescentes o alternantes en esa línea. En el caso de pertenecer a este taxón sería el primer registro del mismo en terrenos gondwánicos.

***Paraconularia ravenswoodiensis* sp. nov.**

(Lámina 36: figuras 1-2)

non 1849 *Conularia inornata* Dana, 709-710, pl. 10: fig. 8.

non 1938 *Conularia inornata* Dana, 1849; Fletcher, p. 248, pl. 26: figs. 2-3, 5-6, 12-13.

non 1969 *Notoconularia inornata* (Dana, 1849); Thomas, 1286-1287, pl. 149: figs. 1-4.

Derivatio nominis:

El nombre de la especie está dedicado a la localidad donde aparece: Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Serie tipo :

Holotipo: *Paraconularia ravenswoondiensis* sp. nov. de formación desconocida del Pérmico, probablemente de la época Cisuraliense, de la localidad Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia). Se localiza en el NHM con la sigla PG 4266 (lámina 36: figura 1).

Paratipo: *Paraconularia ravenswoondiensis* sp. nov. de formación desconocida del Pérmico, probablemente de la época Cisuraliense, de la localidad Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia). Se localiza en el NHM con la sigla PG 4267 (lámina 36: figura 2).

Distribución estratigráfica: Formación desconocida del Pérmico, probablemente Cisuraliense.

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Gondwana, en Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia).

Ejemplares estudiados:

Hay dos ejemplares de esta especie. Su distribución y localidad es la que se ha citado más arriba: formación desconocida del Pérmico, probablemente de la época Cisuraliense, de la localidad Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia). Siglados como PG 4266-PG 4467. Epecímenes comprados a B. Dunstan en 1935, provenientes de su colección.

Diagnosis: Ángulo apical pequeño, de unos 10°. Surco angular somero. Caras planas. Costillas transversales que alternan entrelazándose en surco angular. Tienen una densidad que oscila entre ocho y nueve unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: Ha sido confundida con *Notoconularia inornata* (Dana, 1849), del cual difiere totalmente. Por una parte se diferencia por el surco angular que no está recorrido por una cresta central que le divide en dos, además de la sección transversal cuadrada y no rectangular; la falta de torsión en el exoesqueleto; menor dimensión; menor relación longitud/anchura, del orden de tres puntos como mínimo; diferente tipo de conexión de las costillas transversales, en arco gótico y no en curva angulosa; y por la posibilidad de alternancia de las costillas transversales en la línea media y la no coalescencia de las mismas en el surco angular.

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y exoesqueleto recto. Son dos especímenes incompletos que se conservan en molde positivo en tres dimensiones, con una longitud que oscila entre los 29 y 36,50 milímetros y el ancho entre 10,10 y 11,20 milímetros. Tuvieron que alcanzar como mínimo los 70 milímetros de longitud. La relación longitud/anchura es de 5,84.

Sección transversal cuadrada. Ángulo apical entre 10º y 11º. Surco angular somero, de 0,70 milímetros de ancho, en el que se entrelazan las costillas transversales. Flancos romos. Caras planas. Línea media marcada por las costillas. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por finas costillas transversales lisas. Éstas suelen ser coalescentes en la línea media, aunque en un mismo individuo pueden alternar en la región adapical, y son sólo alternantes en el surco angular, donde se entrelazan con las de la cara adyacente. La densidad de las costillas transversales fluctúa entre ocho y nueve unidades en cinco milímetros, siendo mayor la densidad en la región apical que en la abertural. La inclinación de estas costillas está entre 10º y 15º. Están arqueadas y tienen un tipo de conexión en arco gótico. Ángulo intercostal entre 144º y 148º. Surcos intercostales tres veces más anchos que las costillas transversales.

No se ha podido observar terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Estos especímenes estaban etiquetados como *Conularia inornata* Dana, especie perteneciente al género *Notoconularia* Thomas, 1969, y de la que difiere totalmente (ver apartado *Diagnosis diferencial*). Desde un primer momento se observa que no tiene el surco angular característico del género al que pertenece dicha especie (*Notoconularia* Thomas, 1969), sino que tiene las costillas entrelazadas en el surco angular sencillo, además de diferenciarse en más características.

A pesar de encontrarse los ejemplares incompletos se puede afirmar que sus medidas fueron menores, repercutiendo en una relación longitud/anchura bastante menor, entre tres y siete puntos menos, además de tener surcos angulares más estrechos

Observación:

- Después del estudio de estos especímenes se llega a la conclusión que pertenecen al género *Paraconularia* Sinclair, 1940, y no tienen relación alguna con cualquier otro ejemplar de la colección, ni con las referencias bibliográficas de conuláridos, por lo tanto se ha creado esta especie para incluirlos.

***Paraconularia raymondiensis* sp. nov.**

(Lámina 36: figuras 3-4)

non 1845 *Conularia levigata* Morris, p. 290, pl. 18: figs. 9a-b.

non 1849 *Conularia levigata* Morris, 1845; Dana, p. 710, pl. 10: fig. 9.

non 1969 *Notoconularia levigata* (Morris, 1845); Thomas [cop. Dana 1849], 1287-1289, pl. 150: figs. 1-5.

Derivatio nominis:

El nombre de este taxón se debe a la localidad donde apareció: Raymond Terrace, Nueva Gales del Sur (Australia).

Serie tipo:

Holotipo: *Paraconularia raymondiensis* sp. nov. de las Marine beds del Pérmico, en la localidad de Raymond Terrace, Nueva Gales del Sur (Australia). Se localiza en el NHM con la sigla PG 4268 (lámina 36: figuras: 3-4).

Distribución estratigráfica: Marine beds (Pérmico).

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Gondwana, en Raymond Terrace, Nueva Gales del Sur (Australia).

Ejemplares estudiados:

Hay un único ejemplar de este taxón. Su distribución y localidad es la que se ha citado más arriba: Marine beds (Pérmico), en la localidad de Raymond Terrace, Nueva Gales del Sur (Australia). La sigla del mismo es PG 4268. El espécimen fue comprado a B. Dunstan, proveniente de su colección, en 1935.

Diagnosis: Ángulo apical de unos 16°. Costillas transversales alternan tanto en la línea media como en surco angular, en éste se entrelazan, dando una forma característica. La densidad de estas costillas oscila entre siete y ocho unidades en cinco milímetros, desde la región abertural a la apical respectivamente.

Diagnosis diferencial: Se le podría relacionar con *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845) o con *Notoconularia inornata* (Dana, 1849). De ambos se diferencia por el surco angular que no es recorrido por una cresta central. Respecto a la primera especie citada, tiene menor dimensión y mayor ángulo apical; y respecto a la segunda, se diferencia por una menor torsión y menor dimensión.

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera. Exoesqueleto con una torsión de 6° a 10°, dependiendo en la cara en la que se mida. Ejemplar que se conserva en molde positivo, en tres dimensiones. Incompleto, a falta de la abertura y el ápice. Tiene una longitud de 89,5 milímetros y el ancho de 29 milímetros, pero tuvo que haber medido al menos 93,62 milímetros de longitud, y el ancho seguiría siendo de 29 milímetros, debido a la forma del exoesqueleto. La relación longitud/anchura es de 3,22. Sección transversal cuadrada. Ángulo apical de 16°. Surco angular que oscila de profundo a somero, de la región apical a la abertural, variando su ancho de 0,4 a un milímetro en el mismo sentido. Los flancos del surco angular son romos. Las caras cóncavas hacia la parte apical y convexas aberturalmente. Línea media marcada por las costillas. Es el lugar donde alternan las mismas. Puede que, también, esté

marcada por una suave cresta que no es constante a lo largo de la cara. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales. Éstas alternan tanto en la línea media como en el surco angular. En la línea media llegan a coincidir en una suave cresta alternando, y en el surco angular se entrelazan después de sufrir un recurvamiento adabertural dentro del mismo surco angular. La densidad de las costillas transversales oscila entre siete y ocho unidades en cinco milímetros, de la región abertural a la apical respectivamente. La inclinación de estas costillas está entre 7,5° y 14° dependiendo del margen facial de una misma cara. La forma de las costillas es casi recta, con un tipo de conexión arco gótico en la parte distal y arco gótico flexionado en la proximal. Son más gruesas en la parte proximal, afectando a la anchura de los espacios intercostales, que casi los invaden. El ángulo intercostal oscila entre 157° y 162,5° de la región abertural a la apical. Con surcos intercostales casi dos veces tan anchos como las costillas transversales. Surcos intercostales lisos que tienen el doble de ancho en la parte distal, donde las costillas transversales son más finas.

Este ejemplar no tiene terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: El espécimen en cuestión ha sufrido mayor erosión distalmente. Esta erosión diferencial se debe a la forma del exoesqueleto, con caras más redondeadas, sobresaliendo más, hacia la abertura. Por tanto, la ornamentación se ve afectada en mayor medida en la parte distal que en la proximal, donde las caras son cóncavas. Por su parte, el surco angular se puede observar mejor en la región apical, siendo más profundo y estrecho, con las costillas transversales entrelazándose en el centro. Sin embargo, en la región abertural es más estrecho y somero, sin que apenas se pueda observar el entrelazado de las costillas transversales.

Observaciones:

- Este espécimen estaba determinado como *Conularia laevigata* Morris, 1845, pero, es obvio que no tiene el surco angular característico del género al que pertenece dicha especie (*Notoconularia* Thomas, 1969). Este espécimen pertenece a *Paraconularia* Sinclair, 1940 y no tiene relación alguna con otro ejemplar de la colección, ni con las referencias bibliográficas de conuláridos.
- En la colección de conuláridos del NHM había nueve ejemplares agrupados bajo *Conularia laevigata* Morris, 1845, que después de su estudio se han repartido en los siguientes taxones: *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov., *Paraconularia larae* sp. nov., *Paraconularia raymondiensis* sp. nov. y *Paraconularia salteri* (Fletcher, 1938). Y, sin embargo, no figura en la colección ningún ejemplar de *Notoconularia laevigata* (Morris, 1845).

***Paraconularia salteri* (Fletcher, 1938)**

(Lámina 36: figuras 5-7)

- non 1845 *Conularia levigata* Morris, p. 290, pl. 18: figs. 9a-b.
1866 *Conularia laevigata* Morris, 1845; Salter, p. 354, fig. 19.
v 1885 *Conularia laevigata* Morris, 1845 *sensu* Salter, 1866; Ruddy, p. 113.
1907 *Conularia laevigata* Morris, 1845 *sensu* Salter, 1866; Slater, p. 17.
* 1938 *Conularia salteri* Fletcher, p. 247.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia laevigata* Salter, 1866 de Bala, del Ordovícico Superior, de Llwyn-yr-hwch, al S de Beddgelert (Gales). Descrito y figurado por Salter (1866: p. 354, fig. 19) y descrito, también, por Slater (1907: p. 17). Figura localizado en el *Museum of Practical Geology* (Londres, Reino Unido), actualmente *Institute of Geological Sciences*, registrado con el número 12657.

Distribución estratigráfica: En la *Trilobite* zone, Bala, del Katiense, Ordovícico Superior.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Avalonia. En las localidades: Bwlch-y-gasey, Llwyn-yr-hwch y Blaendiam, en Merionethshire (Gales).

Ejemplares estudiados:

Hay cinco ejemplares de esta especie de la *Trilobite* zone, Bala, del Ordovícico Superior, de las localidades de Bwlch-y-gasey y Blaendiam, en Merionethshire (Gales).

Están siglados como G 23724, G 23726-G 23729. Estos ejemplares están incompletos, hay moldes positivos y negativos. Fueron adquiridos de la *Thomas Ruddy Collection* en 1915.

Diagnosis: Ángulo apical pequeño, entre 4° y menor de 15°. Caras con superficie casi lisa, con costillas transversales apenas perceptibles, y ligeramente convexas. Surco angular somero, ornamentado con costillas transversales de muy poco relieve. Línea media ausente.

Diagnosis diferencial: Esta especie difiere de cualquier otra, pero Salter (1866) la relacionó con *Conularia elongata* Portlock, 1843, que no figura en la colección estudiada y se diferencia principalmente por la fuerte línea media surcada que tiene esta última especie citada.

Diagnosis sensu Salter (1866: p. 354): “A compressed specimen, with a rhomboidal section; it tapers slowly at 15°, probably less, and is seven lines broad, and fully 1 ¾ inches long. The faces are flat or even a little convex, the two neighboring ones which meet at one of the acute angles

being rather broader than the other two. Surface nearly smooth; the lines of growth irregular in thickness, gently arched across each face, without being angularly bent in the middle. Furrows at the angles rather shallow.

The rhomboidal section may be the result of pressure, but it does not appear to be wholly due to it, and as the two smaller faces meet at one of the acute angles, and the two larger at the other, the shell is probably near its true form. On the smaller face the striae seem to rise to a higher level towards the angle furrow than towards the lateral one, a character observable in some other compressed species” (Un espécimen aplastado, con una sección romboidal; disminuye lentamente en 15º, probablemente menos, y tiene siete líneas de ancho, y una longitud completa de 1 ¾ pulgadas. Las caras son planas, incluso un poco convexas, las dos adyacentes se encuentran en un ángulo agudo, bastante más ancho que las otras dos. Superficie casi lisa; las líneas de crecimiento irregulares en espesor, suavemente arqueadas a través de cada cara, sin doblarse angularmente en la mitad. Surcos en las aristas bastante someros.

La sección romboidal puede ser el resultado de la presión, pero no parece ser debido totalmente a ello, y como las dos caras más pequeñas se encuentran en un ángulo agudo, y las otras dos más grandes en otro, probablemente la concha tiene su verdadera forma. Las estrías parecen elevarse a un nivel más alto hacia el surco angular en la cara más pequeña que en las laterales, es un carácter observable en algunas otras especies aplastadas).

Diagnosis *sensu* Slater (1907: p. 17): *“Shell small, tapering uniformly; cross-section rhombic (?). The faces meeting at one acute angle slightly smaller than the other pair; slightly convex apically and concave aperturally; apical angle 7º-8º. Marginal grooves shallow, rounded; facial grooves absent. Aperture, apex, and apical septa unknown. Ornamentation absent, except for gently curved irregular lines of growth”* (Concha pequeña, disminuyendo uniformemente; sección transversal rómbica (?). Las caras encontrándose en un ángulo agudo ligeramente más pequeño que el otro par; ligeramente convexas apicalmente y cóncavas aberturalmente; ángulo apical 7º-8º. Surcos marginales someros, redondeados; surcos faciales ausentes. Abertura, ápice, y septos apicales desconocidos. Ornamentación ausente, excepto por líneas de crecimiento irregulares suavemente curvadas).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera. Son ejemplares incompletos, pero no parecen sufrir torsión alguna. Sus medidas varían de 11,5 a 27,42 milímetros de longitud y entre cuatro y 11 milímetros de ancho. En la reconstrucción del espécimen más completo (G 23727), nos da que tuvo que haber alcanzado, al menos, 24 milímetros de longitud y cinco milímetros de ancho. La relación longitud/anchura debió de ser próxima a cinco. La sección transversal puede intuirse rómbica, pero no puede observarse directamente, ya que son fragmentos. El ángulo apical tuvo que ser próximo a 4º, acorde a la reconstrucción más fiable, y como máximo, pero una medida más dudosa, es 11,5º. Surco angular ancho y somero, atravesado por costillas transversales apenas perceptibles, con un ancho de medio milímetro de media. Flancos romos. Caras casi lisas y ligeramente convexas. Línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales. Sin líneas secundarias, ni accesorias.

Apenas tiene ornamentación. Costillas transversales que no sobresalen casi, y que la mayoría de las veces no son visibles, por lo que la cara puede tener un aspecto de superficie lisa en algún espécimen. No se puede asegurar, pero parece que son coalescentes en la línea media, y alternantes en el surco angular. Se ha podido medir unas diez a 12 unidades en cinco milímetros. Y su inclinación, donde se ha podido estudiar, de 6° a 7°. Parece que estas líneas recorren las caras sin alterar su rumbo. Están ligeramente arqueadas, con conexión de tipo gótico. No se ha podido medir el ángulo intercostal. No tiene surcos intercostales debido a que las costillas transversales no tienen un relieve apreciable, lo suficiente para que se puedan formar dichos surcos.

No se ha encontrado ningún espécimen con abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: Las proporciones del espécimen descrito por Slater (1907) son mayores, entre 40 y 50 milímetros de longitud. Esto puede ser porque los especímenes estudiados están incompletos, y el que parece estar más entero puede ser un estado juvenil. La superficie de las caras parece lisa a simple vista, pero se pueden observar, no en todos los especímenes, unas finas costillas transversales sin apenas relieve. Si a estas suaves costillas se le suma el efecto de la erosión, nos da especímenes con caras lisas como en G 23727, y es la razón por la que no se pueda asegurar que las costillas sean coalescentes en la línea media y alternantes en el surco angular. Por su parte, Slater (1907) consideró que hasta que no se encontrasen más especímenes no se podía asegurar que el exoesqueleto tuviese las superficies de las caras casi lisas, pero parece que los especímenes estudiados no aclaran esta situación por su mala conservación.

Salter (1866) observa un arqueamiento adabertural de las costillas transversales en los flancos y/o surcos angulares que no se puede ver en los ejemplares estudiados. Asimismo, Salter (1866) describió que este arqueamiento variaba de unas caras a otras. Probablemente, se deba a que esté afectado por la deformación, ya que lo normal, al menos, en el resto de las especies es que el arqueamiento adabertural sea igual en las distintas caras. Por otra parte, Salter (1866) cita este carácter asociado con los ejemplares de conuláridos que hayan sufrido un aplastamiento. Sin embargo, se puede observar en los ejemplares sin deformar que lo tienen entre sus características diagnóstico (por ejemplo C 3448 de *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821). Y, por último, la descripción de Salter (1866) se basó en un único espécimen, y no se puede llegar a generalizar.

Con respecto a la descripción de Slater (1907), hecha sobre un único espécimen, que alude a caras ligeramente convexas apicalmente y cóncavas aberturalmente, puede ser dudosa, y ser efecto de la deformación. Así, podemos observar en el espécimen G 23724, desde la zona más próxima a la abertura a la apical, una zona cóncava, luego convexa y posteriormente cóncava otra vez. Esto, nos indica de antemano, que no coincide con la descripción citada de Slater (1907).

Observación:

- Estos especímenes estudiados estaban determinados como *Conularia laevigata* Salter, 1866. Este autor dio un nombre que ya utilizó previamente J. Morris en 1845 para los especímenes del distrito de Illawarra y Raymond Terrace, en Nueva Gales del Sur (Australia). Teniendo en cuenta que el Principio de autoridad que estaba en vigor en el siglo XIX, ha dado paso, afortunadamente, al Principio de Prioridad del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, no se considera válido tal nombre, y Fletcher (1938) propuso denominar a los especímenes galeses como *P. salteri* en honor al paleontólogo inglés que describió la especie en el Ordovícico. Desde aquí se secunda la propuesta de Fletcher (1938) y se sigue esa denominación.
- Los ejemplares del NHM son los de la colección privada de Thomas Ruddy, en los que basó su descripción (Ruddy: 1885: p. 113).

***Paraconularia subtilis* (Salter, 1855)**

(Lámina 36: figuras 8-9; lámina 37: figuras 1-2)

- 1821 *Conularia quadrisulcata* Sowerby, pl. 260: fig. 3.
- * 1855a *Conularia subtilis* Salter, p. vi.
- 1855b *Conularia subtilis* Salter, p. 288, pl. 49: figs. 24-24a.
- v 1907 *Conularia subtilis* Salter, 1855; Slater, 33-34, pl. 4: figs.: 7-11.

Serie tipo:

Neotipo: *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855) de edad Ludfordiense (Ludlow, Silúrico) de Usk, en Monmouthshire (Gales). El espécimen se localiza en el NHM, con la sigla G 4602 (lámina 36: figuras 8-9). Descrito y figurado por Slater (1907: 33-34, pl. 4: figs. 7a-c).

Sintipo: *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821 de la Transition-Limestone, Millstone Grit Series, del Pennsylvaniense Inferior (Carbonífero), de las proximidades de Keswick, en Westmoreland (Inglaterra). Se localiza en el NHM, con la sigla 43843. Figurado por Sowerby (1821: pl. 260: fig. 3).

Holotipo: *Conularia subtilis* Salter, 1855 de edad Ludfordiense (Ludlow, Silúrico) de Kirby Moor, distrito de Kendal, en Westmoreland (Inglaterra). Descrito y figurado por Salter (1855b: p. 288, pl. 49: figs. 24-24a). El espécimen se localizaba en *The Sedgwick Museum of Earth Sciences* (University of Cambridge, Reino Unido), con la sigla b 59, pero, actualmente, su conservadora, la Dra. Liz Harper, asegura no tener ningún conulárido en sus colecciones.

Distribución estratigráfica: Silúrico-Carbonífero. En el Gorstiense y Ludfordiense, del Ludlow; en el Lochkoviense, del Devónico Inferior; y la Transition Limestone, del Pennsylvaniense.

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes Avalonia, Báltica y Laurencia. En Avalonia en las localidades: Benson Knot, Brigsteer, Collingfield y Keswick, en Westmoreland (Inglaterra); Ludlow, en Shropshire (Inglaterra); y Usk, en Monmouthshire (Gales). En Báltica en Besarabia. Y en Laurencia en Deerhope, en las Pentland Hills (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay seis ejemplares de esta especie del Gorstiense y Ludfordiense, época Ludlow y la Transition Limestone, del Pennsylvaniense. De las localidades: Benson Knot y Keswick, en Westmoreland (Inglaterra); Ludlow, en Shropshire (Inglaterra); Usk, en Monmouthshire (Gales); y Deerhope, en las Pentland Hills (Escocia).

Tienen las siglas 4290, 43843 (sintipo de *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821), G 122, G 4602 (neotipo), G 8744 y G 12575. Sólo hay registro de dos de los ejemplares de esta especie en la colección, uno el 43843 proviene de la *Sowerby Collection* y se adquirió en 1860 comprado a J. de C. Sowerby, y el otro el G 4602 legado por J. E. Lee en 1885.

Diagnosis: Ángulo apical pequeño, menor de 20°. Surco angular suave y estrecho, atravesado por costillas transversales que alternan en el mismo. Línea media marcada por costillas transversales. Éstas son predominantemente coalescentes en línea media. Ángulo intercostal entre 119° y 130°. Tubérculos y crestas intercostales que se adentran en los espacios intercostales.

Diagnosis diferencial: La especie con la que se le podría relacionar es *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821), de la que difiere, principalmente, por su menor ángulo apical aberturalmente, menor ángulo intercostal, el tipo de conexión de las costillas que es en arco gótico sólo, mayor inclinación de las costillas transversales, unos 10°, y casi el doble densidad de los tubérculos y las crestas intercostales.

Diagnosis sensu Salter (1855b: p. 288): “Pyramidal, section rhomboidal (the amount of the angles varying from pressure), each face divided by a fine longitudinal median line (or sometimes slightly approaching the inner or outer suture); sides of each face meeting at an angle of 12° or 15°; transverse furrows very minute, broad, flattened, much less than their thickness apart; separated by very narrow impressed sulci, bent at an angle of about 130°; about eight, or near the extremity ten, in the space of one line” (Piramidal, sección romboidal (la medida de los ángulos varía por la presión), cada cara dividida por una fina línea media longitudinal (o a veces ligeramente aproximándose al interior o exterior de la sutura); lados de

cada cara se encuentran en un ángulo de 12º o 15º; surcos transversales muy diminutos, anchos, aplanados, mucho menos que su espesor; separados por surcos impresos muy estrechos, curvados en un ángulo de unos 130º; sobre ocho, o casi en la extremidad diez, en el espacio de una línea).

Diagnosis *sensu* Slater (1907: p. 33-34): *"Shell of medium size, tapering slightly more rapidly at the apex. Cross-section rhombic; diagonal often nearly equal. Faces equal, slightly convex apically and concave aperturally; average apical angle 13º. Marginal grooves narrow, inconspicuous; facial groove fine; central or slightly nearer the "central" marginal groove. Aperture, apex, and apical septa unknown. Ornamentation fine; ridges narrow (10-40 in 5 mm), forming an average angle of 130º along the facial groove, and falling more sharply to the "lateral" than to the "central" marginal grooves; studded with small, close-set, rounded or slightly elongated tubercles, which tend to be prolonged upwards and downwards into little points (Pl. IV, fig. 10b). Striation of furrows slight or absent"* (Concha de tamaño medio, disminuyendo ligeramente más rápidamente en el ápice. Sección transversal rómbica; diagonal a menudo casi igual. Caras iguales, ligeramente convexa apicalmente y cóncava aberturalmente; ángulo apical medio de 13º. Surcos marginales estrechos, inconspicuos; fino surco facial; central o ligeramente más cercano al surco marginal "central". Abertura, ápice, y septos apicales desconocidos. Ornamentación fina; crestas estrechas (10-40 en 5 mm), formando un ángulo medio de 130º a lo largo del surco facial, y cayendo más agudamente al "lateral" que a los surcos marginales "centrales"; ornamentadas con pequeños tubérculos redondeados o ligeramente alargados, muy próximos, los cuales tienden a estar prolongados hacia arriba y hacia abajo en pequeñas puntas (Pl. IV, fig. 10b). Estriación de los surcos ligera o ausente).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera, y forma piramidal recta. La longitud de estos especímenes oscila entre los 23,33 y 58 milímetros, y el ancho entre ocho y 23,33 milímetros. En el caso del neotipo designado (G 4602) mide 45,51 milímetros de largo y 9,6 milímetros de ancho, con lo que tiene una relación longitud/anchura de 4,74. En el resto de los especímenes esta relación es menor, del orden de tres, pero probablemente se deba a que son ejemplares más incompletos y las reconstrucciones no nos dan medidas fiables. La sección transversal es rómbica. Ángulo apical entre 10º y 18º, dominando este último. Surco angular estrecho y somero, atravesado por las costillas transversales que alternan en el mismo. Flancos romos. Caras planas o ligeramente convexas. Línea media marcada por las costillas transversales, que es donde suelen alternar o cambian de dirección. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por finas costillas transversales y tubérculos. Las costillas pueden alternar o ser coalescentes en la línea media (G 4602); y alternantes, entrelazándose, en el surco angular. Dominan las costillas coalescentes a lo largo de la línea media, a excepción de la región apical. Tienen una densidad de 15 a 30 unidades en cinco milímetros, siendo mayor en la región apical que en la abertural. Así, en los especímenes G 4602 y G 8744 oscila de 16 a 19 unidades en cinco milímetros aberturalmente, y de 21 a 30 unidades en cinco milímetros apicalmente respectivamente. La inclinación de las costillas transversales fluctúa

entre 14° y 32°. La última medida corresponde al espécimen G 8744, que está muy deformado, siendo preponderante 20° en el resto de los ejemplares. La forma de las costillas es arqueada, con un tipo de conexión arco gótico. El ángulo intercostal oscila entre los 119° y 130° en los especímenes no deformados, y 114,5° en el G 8744. Diminutos tubérculos semiesféricos y, puede, ligeramente alargados en el sentido longitudinal. Tienen una densidad de 55 a 75 unidades en cinco milímetros. Crestas intercostales adapicales y adaberturales. Estas crestas pueden llegar a cruzar los espacios intercostales, alternando las adapicales de una costilla, con las adaberturales de la costilla contigua. Con una densidad de 55 a 75 unidades en cinco milímetros. Los surcos intercostales con la mitad de ancho que las costillas transversales.

No se han observado las terminaciones aberturales, ni el tabique apical, pero sí que el ejemplar G 8744 tiene el ápice casi completo, lo suficiente para observar su agudeza.

Discusión: Las crestas intercostales son apenas visibles en la mayoría de los especímenes. Estas crestas salen de las costillas a la altura de los tubérculos y se extienden ligeramente en los surcos intercostales, a excepción del ejemplar G 8744, que tiene crestas intercostales que llegan a atravesar los interespacios. Este espécimen en cuestión tiene la densidad de las crestas y los tubérculos mucho más elevada que en los otros ejemplares, pudiendo explicarse por el estado de conservación, ya que el espécimen en cuestión está muy deformado y aplastado.

Salter (1855b) describió ángulos apicales entre 12° y 15° y Slater (1907) midió ángulos que fluctúan alrededor de 13°, a diferencia de las medidas que se han dado más arriba, entre 10° y 18°. Esta diferencia tiene que ser debida a la diversidad de estos especímenes al haberse contado con ejemplares diferentes a los que estudió Salter (1855b), y a más especímenes de los que contó Slater (1907).

Cuando Slater (1907) define las caras como ligeramente convexas apicalmente y cóncavas aberturalmente se refiere al espécimen neotipo (G 4602) ya que el resto de los ejemplares tienen las caras planas o puede que ligeramente convexas en toda la superficie.

Observación:

- Hay una gran variabilidad en la ornamentación de estos especímenes, no sólo entre ellos, sino también en un mismo ejemplar, es por lo que Slater (1907) piensa en la posibilidad de una variedad, basándose en la mayor densidad de tubérculos y crestas intercostales en el espécimen G 8744, y en el ángulo apical del mismo que es de 20°. Después de estudiar más ejemplares y ver que el ángulo apical se repite, no parece ser razón suficiente para separar este ejemplar de la especie, pero sí la densidad de los tubérculos y las crestas intercostales. Debido a que el tamaño de la muestra es pequeño, con seis especímenes, habría que esperar a estudiar otros ejemplares que nos corroboren dos formas distintas.

***Paraconularia tenuis* (Slater, 1907)**

(Lámina 37: figuras 3-7; lámina 38: figuras 1-6)

1878 *Conularia* sp. ind. Etheridge, p. 19.

v* 1907 *Conularia tenuis* Slater, 21-22, pl. 2: figs. 1-3.

1939 *Conularia* (*Conularia*) *tenuis* Slater, 1907; Bouček, p. A118: fig. 5d.

Serie tipo:

Holotipo: *Conularia tenuis* Slater, 1907 de la Calciferous Sandstone Measures, del Mississippense (Carbonífero), de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia). Descrito y figurado por Slater (1907: p. 22, pl. 2: fig. 1). Se localiza en el *Geological Survey Museum* (Edimburgo, Reino Unido) con la sigla BGS GSE4600.

66 paratipos: *Conularia tenuis* Slater, 1907 de la Calciferous Sandstone Measures, del Mississippense (Carbonífero), de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia). Descritos y figurados por Slater (1907: p. 22, pl. 2: fig. 2-3 correspondientes a los especímenes G 17661-G 17662). Se localizan en el NHM. Algunas de sus siglas son: G 17661-G 17662 (lámina 37: figuras 3-7), G 17664, G 19507, G 19508 (dos ejemplares con la misma sigla) (lámina 38: figuras 4-5) y G 790 (con esta sigla están registrados 31 especímenes) (lámina 38: figuras 1-3), y uno sin siglar.

Distribución estratigráfica: En las Calciferous Sandstone Measures, Carboniferous Limestone series del Mississippense (Carbonífero).

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Laurencia, en la localidad de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia).

Ejemplares estudiados:

Hay 38 ejemplares de esta especie de las Calciferous Sandstone Measures, Carboniferous Limestone del Mississippense (Carbonífero). En la localidad de Glencartholm, en Eskdale, Dumfriesshire (Escocia).

Un espécimen está sin siglar y el resto con las siguientes siglas: G 17661-G 17662, G 17664, G 19507-G 19508, G 19508 y G 790 (con esta sigla están registrados 31 especímenes). La mayor parte de los especímenes, los 31 ejemplares G 790 fueron comprados por el NHM en 1883 a R. Damon. Todos los especímenes son parte de los 70 especímenes que utilizó Slater (1907) para describir la especie.

Diagnosis: Torsión apical menor de 9°. Relación longitud/anchura de 11. Ángulo apical pequeño, entre 10° y 13°. Línea media marcada por costillas transversales o por cresta. Costillas transversales finas y lisas, tres veces más estrechas que surcos intercostales. Tipo de conexión en arco gótico. Septo marcado externamente por una cresta discontinua.

Diagnosis diferencial: Esta especie se la podría relacionar con *Paraconularia maculosa* (Slater, 1907) de la que difiere en costillas transversales más estrechas, tres veces más estrechas que los surcos intercostales; y por la falta de tubérculos.

Diagnosis sensu Slater (1907: 22-23): *“Shell large, very thin, tapering uniformly; cross-section square. Faces equal, flat; apical angle 10°-14°. Marginal grooves shallow and inconspicuous; centre of face marked by a conspicuous longitudinal internal “septum”. Aperture slightly contracted; lobes broad and rounded; apex tapers to a sharp point; apical septa unknown. Ornamentation highly characteristic. Ridges fine, perfectly smooth, well spaced (5-6 in 5 mm.), forming an average angle of 132° along the central rib. Furrows smooth or irregularly wrinkled”* (Concha grande, muy delgada, disminuyendo uniformemente; sección transversal cuadrada. Caras iguales, planas; ángulo apical 10°-14°. Surcos marginales someros e inconspicuos; centro de la cara marcado por un “septum” interno longitudinal. Abertura ligeramente contraída; lóbulos amplios y redondeados; ápice disminuye a un punto agudo; septos apicales desconocidos. Ornamentación muy característica. Crestas finas, perfectamente lisas, bien espaciadas (5-6 en 5 mm.), formando un ángulo medio de 132° a lo largo de la costilla central. Surcos lisos o irregularmente arrugados).

Descripción: Conulariidae con simetría tetrámera. Se han encontrado especímenes con una pequeña torsión en la región apical. Así, el ejemplar G 19507 tiene una torsión en la región apical de 8,5°. La longitud de estos ejemplares, que en su mayoría se encuentran incompletos, es de 21 a 95 milímetros, y el ancho de ocho a 16 milímetros. En las reconstrucciones de los especímenes más completos, como el G 19507, dan medidas de hasta 180 milímetros de longitud y 15,5 milímetros de ancho, por tanto con una relación longitud/anchura mayor de 11. La sección transversal parece que tuvo que ser cuadrangular. El ángulo apical oscila, normalmente, entre 10° y 12,5°, aunque se han encontrado individuos de 5° y 20° de ángulo apical en grupos radiales de las muestras G 17662 y G 17664 respectivamente. Surco angular somero, de flancos romos. Caras planas. Línea media marcada por las costillas transversales que pueden ser coalescentes o alternantes, o por una cresta discontinua. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por finas costillas transversales que en la línea media son mayoritariamente coalescentes, o pueden también ser alternantes en un mismo espécimen, y solamente alternantes en el surco angular. Tienen una densidad de cuatro a ocho unidades en la región abertural, y de cinco a nueve unidades en cinco milímetros en la región apical. La inclinación de las costillas fluctúa entre 13° (G 17661) y 26° (G 19507). Tienen una forma arqueada con un tipo de conexión en arco gótico. Ángulo intercostal entre 125° (G 19507) y 132° (G 790). Surcos intercostales tres veces más anchos que las costillas transversales. Dichos surcos pueden estar corrugados.

El septo que recorre el interior del exoesqueleto a la altura de la línea media se puede reflejar en el molde negativo mediante una elevación intermitente a lo largo de la línea media, que en especímenes muy aplastados se puede marcar externamente en una cresta discontinua. Terminaciones aberturales cortas, del tipo lobulado (G 790, G 17661), sin llegar a cerrar el exoesqueleto. Tienen el 14 % de la longitud del exoesqueleto. No se ha observado tabique apical. El ápice se ha podido observar en los grupos radiales de especímenes apuntando a un centro común.

Discusión: La dimensión de nuestros especímenes es ligeramente menor que la máxima medida por Slater (1907) en el ancho, 20 milímetros según Slater (1907) y 16 en los especímenes estudiados. Esto tiene que ser consecuencia de que Slater (1907) estudió 70 ejemplares, muestra mayor que la estudiada por mí, con 39 especímenes, con lo que se ha afectado a la variabilidad de sus medidas.

No se ha encontrado ningún espécimen en molde positivo en tres dimensiones, por lo que la afirmación de Slater (1907) que infería sección transversal cuadrada, no se puede corroborar. Tan sólo se puede deducir, con el estudio de los ejemplares, una sección cuadrangular, que pudo llegar a ser, tanto cuadrada, como rómbica.

Se han podido medir ángulos apicales que se salen de la media citada por Slater (1907) y la estudiada en la mayoría de los ejemplares. En este caso, probablemente, sea debido a la deformación de los especímenes donde se ha medido, en grupos radiales en los que aparecen hasta diez individuos dispuestos radialmente.

Observaciones:

- En un principio, Slater (1907: p. 3) estudia 67 especímenes de *Conularia tenuis* y cinco de *Conularia tenuis* var. *maculosa*, y erige entre los 67 primeros un tipo. De ahí que se ha distinguido el holotipo y los 66 paratipos de *Paraconularia tenuis* (Slater, 1907) y los otros cinco ejemplares han pasado a formar parte de la especie *Paraconularia maculosa* (Slater, 1907).
- La torsión se ha observado en especímenes que tienen la sigla G 790, y G 17662, G 17664, G 19507 y G 19508. Después del estudio de los 39 ejemplares sacamos en conclusión que dicha torsión se puede observar en los ejemplares más completos, los que guardan parte de sus medidas originales, correspondiéndose con un carácter diagnóstico, que no se suele observar en los individuos de esta especie, al aparecer fragmentados, sin su parte apical.
- Es normal encontrar especímenes de esta especie asociados en grupos (Slater, 1907, Ruedemann, 1916, Osswald, 1918), en los que aparecen de cuatro a dieciséis individuos con un mismo centro común, e incluso asociados con *Sphenothallus* Hall (Kozlowski, 1968: p. 527).

***Paraconularia* aff. *inornata* (Dana, 1849)**

(Lámina 29: figuras 5-7)

non 1849 *Conularia inornata* Dana, 709-710, pl. 10: fig. 8.

non 1938 *Conularia inornata* Dana, 1849; Fletcher, p. 248, pl. 26: figs. 2-3, 5-6, 12-13.

non 1969 *Notoconularia inornata* (Dana, 1849); Thomas, 1286-1287, pl. 149: figs. 1-4.

Distribución estratigráfica: Aparece en el Carbonífero-Pérmico.

Distribución geográfica (localidad): En el paleocontinente Gondwana, en Australia, de localidad desconocida.

Ejemplares estudiados:

Hay un ejemplar de esta especie. Proviene del Carbonífero-Pérmico de Australia. No se especifica ni la formación estratigráfica, ni la localidad. Siglado como G 5225. Espécimen donado por Sir C. Purdon Clarke en 1889.

Diagnosis: Sección rectangular. Surco angular somero, ornamentado con costillas transversales que alternan. Línea media marcada por alternancia de costillas transversales. Finas costillas transversales casi dos veces y media más estrechas que surcos intercostales.

Diagnosis diferencial: Con la especie que se le podría relacionar es con *Notoconularia inornata* (Dana, 1849), de la que difiere, fundamentalmente, por el surco angular que no está dividido en dos por una cresta, por su menor ángulo apical, menor dimensión y menor relación longitud/anchura, y por el tipo de conexión en arco gótico y no curva angulosa.

Con respecto a las otras especies citadas más arriba: *Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938) y *Paraconularia ravenwoodiensis* sp. nov. difiere por la sección transversal rectangular, menor ángulo apical, mayor relación longitud/anchura y menor densidad de las costillas transversales.

Descripción: Conulariidae de simetría birradial. Exoesqueleto recto. La longitud máxima medida es de 44 milímetros y el ancho de 18,80 milímetros, pero el exoesqueleto tuvo que haber medido al menos el doble, estando próximo a los 90 milímetros. La relación longitud/anchura es de 4,68. Sección transversal rectangular. El ángulo apical de las caras anchas es de 14°, y el de las estrechas de 9,5°. Surco angular somero, ornamentado, con flancos romos. Tiene un ancho de 0,90 milímetros. Las caras más anchas son cóncavas, y las más estrechas, planas o ligeramente convexas adaberturalmente. Línea media marcada por las costillas transversales, siendo alternantes estas últimas. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales muy finas, que son alternantes en la línea media y en el surco angular, aunque no se puede ratificar si se entrelazan debido al estado de conservación de los surcos angulares del espécimen. Estas costillas tienen una densidad de 5 unidades en cinco milímetros, sin variar de la región más adabertural a la más adapical. La inclinación de las costillas fluctúa entre 8,5° y 10°. Tienen una forma casi recta, con un tipo de conexión del tipo arco gótico. El ángulo intercostal es de 145° en las caras más anchas y 157° en las más estrechas. Surcos intercostales lisos, dos veces y media más anchos que las costillas transversales (0,95 milímetros de media).

No se han observado terminaciones aberturales, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: El surco angular está muy desgastado y no se puede asegurar, pero sí intuir, el entrelazamiento de las costillas en el mismo.

Observaciones:

- Ejemplar que por su apariencia general parece pertenecer a la especie *inornata* Dana, 1849, pero que al igual que otros especímenes que estaban etiquetados como *Conularia inornata*, no pertenecen al género *Notoconularia* Thomas, 1969, que es el género que agrupa a dicha especie, sino a *Paraconularia* Sinclair, 1940. Por lo tanto, de los 14 especímenes etiquetados como *Conularia inornata*, diez se han determinado como *Notoconularia inornata* (Dana, 1849); uno como *Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938); otro *Paraconularia* aff. *inornata* (Dana, 1849); y dos como *Paraconularia ravenwoodiensis* sp. nov.

Género ***Pseudoconularia*** Bouček, 1939

1893 Grupo *Longitudinales* Holm, p. 128.

1928 Grupo de *Conularia grandissima* Barrande, 1867; Bouček, p. 92.

* 1939 *Pseudoconularia* Bouček, p. A122.

1956b *Pseudoconularia* Bouček, 1939; Moore & Harrington [cop. Bouček 1939], F63-F64.

1993 *Pseudoconularia* Bouček, 1939; Jerre, p. 420.

1998 *Pseudoconularia* Bouček, 1939; Pillet & Beaulieu, p. 30.

Especie tipo: *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867) (Bouček, 1939: p. 121).

Distribución estratigráfica: Desde el Ordovícico Inferior al Ludlow (Silúrico), con un registro continuado, y también en el Devónico Inferior. Aparece en: *Asaphus expansus* Zone, Klabava

Formation, del Ordovícico Inferior; Cystidé-kalken, Dobrotivá Formation, esquistos con nódulos de Angers, Formación Brejo Fundeiro, Formación Castro, Formación Valongo, Klabava Formation, Lituikalk, Orthoceralkalk, Pizarras de Navas de Estena, Šárka Formation, *Tristani* beds, Upper Hope Shales, del Ordovícico Medio; seguramente en la Arenisca de Loredó, del Ordovícico Superior; también en Grès de May, Bohdalec Formation, *Étage D* de Barrande, Letná Formation, Vinice Formation, Zahořany Formation, Kosov Formation, Králův Dvůr Formation, Liteň Formation, Starfish Bed de las Ardmillan series, en el Upper Drummuck Group y Zdice Beds del Ordovícico Superior; Lower Visby Beds y Liteň Formation del Llandovery; Lockport Group del Wenlock; y Niagara Formation del Ludlow. Formación desconocida en el Devónico Inferior.

En un cuadro quedarían registradas las unidades estratigráficas como siguen:

<i>Época</i>	<i>Litoestratigrafía</i>
Devónico Inferior	Formación desconocida
Ludlow	Niagara Formation
Wenlock	Lockport Group
Llandovery	Lower Visby Beds
Ordovícico Superior	Kosov Formation Králův Dvůr Formation Liteň Formation Starfish Bed de las Ardmillan series, en el Upper Drummuck Group Zdice Beds Arenisca de Loredó (no es seguro) Bohdalec Formation <i>Étage D</i> de Barrande Grès de May Letná Formation Vinice Formation Zahořany Formation
Ordovícico Medio	Cystidé-kalken Dobrotivá Formation Esquistos con nódulos de Angers Formación Brejo Fundeiro Formación Castro Formación Valongo Klabava Formation Lituikalk Orthoceralkalk Pizarras de Navas de Estena Šárka Formation <i>Tristani</i> beds Upper Hope Shales
Ordovícico Inferior	<i>Asaphus expansus</i> Zone Klabava Formation

Distribución geográfica (localidades): En los paleocontinentes: Avalonia, Báltica, Gondwana y Laurencia. En Avalonia aparece en Shelve area, Shropshire (Inglaterra). En Báltica asoma en: Besarabia (República de Moldavia), Storbrut, en Gotland (Suecia), Ingermanland (Rusia), Jämtland (Suecia), Poulkova (Rusia), Lituites (Suecia), Siljan District (Suecia), Uppland (Suecia), y Borenhult y Husbyfjöl, en Vestergötland (Suecia). En Gondwana lo encontramos en: Anticlinal Khouribga-Oulmès y Chaabel-Tomila, ambos en Hoggar (Marruecos); Bohdalec, Cekov, Chruténice, Drabov, Hrdlorezy (= Hrdlorez), Jinocany, Karýzek, Lejskov (= Leiskov), Libeň (= Lieben), Lodénice (= Lodenitz), Malé Přílepy, Motoly (= Motol), Mt. Ded (= Mt. Drabov), Nucice (= Vinice), Osek (= Vosek), Plzenec, Podolí, Praskolesy (= Praskoles), Radotín, Šárka, Sedlec (= Sedletz), St. Ivan (=Sv. Jan), Sterboholy, Strasnice (= Stražnitz), Svatá Dobrotivá, Tachlovice (= Tachlovitz), Trubín (=Trubín), Velká Chuchle, Veselá (= Wesela), Vokovice, Vráž (= Wraž), Vrsovice (= Vrschovitz) y Zahořany (= Zahorzan), todas estas localidades en la Cuenca de Bohemia (República Checa); Bussaco en la Cuenca de Mondégo y Vallongo en la Cuenca del Duero, ambos en Portugal; Cabo Vidrias (Asturias), Guadalajara, Las Ventas con Peña Aguilera (Toledo), Navas de Estena (Toledo), Retuerta del Bullaque (Ciudad Real) y Sierra de Tamames (Salamanca), todos en España; Cuillon, La Hunaudière, Meignanne, seguramente en Poligné, Saint-Clément-de-la-Place y Sion, todos en la Bretaña francesa. Y por último en Laurencia en: Second Range Cascade Mts. (Oregón) en EE.UU.; Hamilton (Ontario) y Niágara (Ontario) en Canadá, y Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia).

Expresado en un cuadro queda como sigue:

<i>Paleocontinente</i>	<i>País</i>	<i>Localidad</i>
Avalonia	Reino Unido	Shelve area, Shropshire (Inglaterra)
Báltica	República de Moldavia	Besarabia
	Rusia	Ingermanland Poulkova
	Suecia	Borenhult (Vestergötland) Husbyfjöl (Vestergötland) Jämtland Lituites Siljan District Storbrut (Gotland) Uppland
Gondwana	España	Cabo Vidrias (Asturias) Guadalajara Las Ventas con Peña Aguilera (Toledo) Navas de Estena (Toledo) Retuerta del Bullaque (Ciudad Real) Sierra de Tamames (Salamanca)

	Francia	Cuillon (Bretaña) La Hunaudière (Bretaña) Meignanne (Bretaña) Poligné (Bretaña) (no es seguro) Saint-Clément-de-la-Place (Bretaña) Sion (Bretaña)
	Marruecos	Anticlinal Khouribga-Oulmès (Hoggar) Chaabel-Tomila (Hoggar)
	Portugal	Bussaco, en la Cuenca de Mondégo Vallongo, en la Cuenca del Duero
	República Checa	Bohdalec Cekov Chrasténice Drabov Hrdlořezy (= Hrdlorec) Jinocany Karýzek Lejskov (= Leiskov) Libeň (= Lieben) Lodénice (= Lodenitz) Malé Přílepy Motoly (= Motol) Mt. Ded (= Mt. Drabov) Nucice (= Vinice) Osek (= Vosek) Plzenec Podolí Praskolesy (= Praskoles) Radotín Šárka Sedlec (= Sedletz) St. Ivan (=Sv. Jan) Sterboholý Strasnice (= Stražnitz) Svatá Dobrotivá Tachlovice (= Tachlovitz) Trubín (=Trubín) Velká Chuchle Veselá Vokovice Vráž (= Wraž) Vrsovice (= Vrschovitz) Zahořany (= Zahorzan)
Laurencia	Canadá	Hamilton (Ontario) Niágara (Ontario)
	EE.UU.	Second Range Cascade Mts. (Oregón)
	Reino Unido	Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia)

Ejemplares estudiados:

Hay 21 ejemplares de este género, del Ordovícico Inferior al Superior, y en la época Ludlow (Silúrico). Excepto uno, todos los especímenes están determinados específicamente. Las capas estratigráficas en las que aparecen son: Upper Hope Shales del Ordovícico Medio; Zahořany Beds, *Étage D* de Barrande, Starfish Bed de las Ardmillan series del Upper Drummuck Group, del Ordovícico Superior; y Niagara Formation del Ludlow.

Las localidades donde se encuentran pertenecen a tres paleocontinentes: Avalonia, Gondwana y Laurencia. En Avalonia surge en Shelve area, Shropshire (Inglaterra). En Gondwana se ha localizado en cinco yacimientos en la República Checa: Mt. Ded (= Mt. Drabov), Nucice (= Vinice), Veselá (= Wesela), Vráž (= Wraž) y Zahořany (= Zahorzan). Y en Laurencia hay tres yacimientos: Second Range Cascade Mts. (Oregón); Thraive Glen, en Girvan, Ayrshire (Escocia) y Hamilton (Ontario).

Dos de los especímenes sin siglar y el resto con las siglas: 19, 80213 (con esta sigla están registrados cuatro ejemplares), 80213a-c, 80213e, 80218, G 14827, G 19555, G 23287-G 23288, G 23306, G 46839, G 46851, H 5477, PG 4253.

Diagnosis: Gran dimensión, hasta 300 milímetros. Ángulo apical mayor de 20°. Amplia línea media en cresta. Costillas transversales atravesadas por costillas longitudinales, las últimas formadas por tubérculos. Costillas transversales coalescentes en línea media y surco angular. Conexión de costillas transversales de tipo curva angulosa. Costillas longitudinales más prominentes que transversales.

Diagnosis sensu Bouček (1939: p. 122): "*Mittellinien als deutliche Erhebungen (Leisten) entwickelt. Seitenlinien nicht vorhanden. Skulptur in länglichen Reihen angeordnet, aus keilförmigen, teilweise sich taschenartig bedeckenden Elementen zusammengesetzt. Ordovizium-Silur. Böhemen, Skandinavien*" (Línea media más marcada cuando se desarrollan elevaciones (barras). Sin líneas accesorias. Escultura dispuesta en filas rectangulares de forma afilada. Ordovícico-Silúrico. Bohemia, Escandinavia).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y forma piramidal recta. Suelen ser especímenes de gran dimensión. Su longitud oscila, normalmente, entre los 70 y 300 milímetros, y el ancho entre los 50 y 110 milímetros. También se han encontrado algunos especímenes de menor dimensión: 20 milímetros de longitud y ocho milímetros de ancho (Hessland, 1949: p. 432). La relación longitud/anchura fluctúa entre 2,4 y tres. El espesor del exoesqueleto es mayor de medio milímetro. La sección transversal es cuadrada o rómbica. Ángulo apical de 22° a casi 40°. Surco angular poco desarrollado. Caras planas o ligeramente cóncavas. Amplia línea media en cresta, con un ancho que oscila de 0,5 a cuatro milímetros. Sin líneas secundarias, pero sí con accesorias en la especie *Pseudoconularia nobilis* (Barrande, 1867).

La ornamentación está formada por costillas transversales, longitudinales y tubérculos. Suele ser de tipo tuberculada cuando el relieve de las transversales es el mismo que el de las longitudinales. Pero, lo normal, es que predominen las costillas longitudinales sobre las

transversales. Estas últimas son coalescentes tanto en la línea media como en el surco angular, y tienen una densidad de cuatro a ocho unidades en cinco milímetros. La forma de estas costillas es arqueada con un tipo de conexión curva angulosa. El ángulo intercostal oscila de 155° a 180°. Las costillas longitudinales atraviesan las transversales y están formadas por tubérculos. La densidad de las costillas longitudinales es de 15 a 60 unidades en cinco milímetros. La relación costillas transversales/longitudinales es de 1:14 a 1:17. Los tubérculos tienen una forma piramidal alargada, y suelen unirse entre ellos formando las filas longitudinales continuas. Tienen una densidad muy variada, de seis a 30 unidades en cinco milímetros.

No se conserva, ni se tiene información de publicaciones en las que se haya descrito septo, abertura, tabique apical, o ápice.

Discusión: Según Bouček (1939) los especímenes de este género no tienen líneas accesorias, pero en la descripción de *Conularia grandissima* var. *nobilis* Barrande, 1867, el mismo Bouček (1928: p. 95) hace referencia a tres especímenes que tienen líneas accesorias, en la mitad de cada media cara. Cada línea accesoria se situaría en la mitad de distancia entre la línea media y la arista. Pero este carácter no se ha vuelto a indicar en la literatura, con ninguna de las especies de este género. Probablemente no fuesen especímenes pertenecientes a *Pseudoconularia nobilis* (Barrande, 1867), nombre en el que se agrupan los ejemplares de *Conularia grandissima* var. *nobilis* Barrande, 1867.

Observación:

- La gran dimensión de estos especímenes viene reflejada por la denominación de algunas de sus especies: *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867) y *Pseudoconularia magnifica* (Spencer, 1879).

Especies que incluye la colección del NHM:

Pseudoconularia grandissima (Barrande, 1867) (*)
Pseudoconularia magnifica (Spencer, 1879) (*)
Pseudoconularia megista Lamont, 1946
Pseudoconularia nobilis (Barrande, 1867)

(*) especies que se han estudiado.

***Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867)**

(Lámina 39: figuras 1-7)

- 1854 *Conularia grandis* Barrande, p. 2.
non 1856 *Conularia grandis* Roemer; Bronn & Roemer, p. 436, pl. 3: fig. 21.
1863 *Conularia grandis* Barrande, p. 1.
* 1867 *Conularia grandissima* Barrande, 40-41, pl. 3: figs. 1-11; pl. 7: figs. 6-8.
1911b *Conularia jahni* Želízko, p. 44, pl. 3: fig. 2.
1928 *Conularia grandissima* Barrande, 1867 ; Bouček, 92-94, fig.15, pl. 7 : figs. 1-3.
1939 *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867); Bouček, pp. A115: fig. 2d, A118: fig. 5h, A122: fig. 9.
1956b *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867); Moore & Harrington [cop. Bouček 1939], p. F64, fig. 49.

Serie tipo:

De la colección de Barrande hay al menos 16 sintipos de la que elegimos el lectotipo (Barrande, 1867: 40-41, pl. 3: fig. 1), el resto pasa, por tanto, a ser paralectotipos.

Lectotipo: *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867) de la Vinice Formation, del Ordovícico Superior; localidad de Vráž (= Wraž). Descrito y figurado por Barrande (1867: 40-41, pl. 3: fig. 1). Seguramente se localizan en el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga).

Más de 15 paralectotipos: *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867) de las formaciones Vinice y Zahořany del Ordovícico Superior; y Liteň del Llandovery (Silúrico). En las localidades de Trubín (=Trubín) y Vráž (= Wraž) en la Vinice Formation; Hrdlořezy (= Hrdlorec), Libeň (= Lieben), Praskolesy (= Praskoles), Vrsovice (= Vrschovitz) cerca de Praga y Zahořany (= Zahorzan) en la Zahořany Formation; Sedlec (= Sedletz) y St. Ivan (=Sv. Jan) en la Liteň Formation. Descritos y algunos figurados por Barrande (1867: 40-41, pl. 3: figs. 1-11; pl. 7: figs. 6-8). Seguramente se localizan en el *Národní muzeum* (Museo Nacional de Praga).

Distribución estratigráfica: Del Ordovícico Inferior al Superior, y en el Llandovery (Silúrico). Aparece en Klabava Formation, del Ordovícico Inferior; Dobrotivá Formation, Klabava Formation, Šárka Formation, Upper Hope Shales, del Ordovícico Medio; Bohdalec Formation, *Étage D* de Barrande, Letná Formation, Vinice Formation, Zahořany Formation, y Liteň Formation, del Ordovícico Superior; y Liteň Formation que continua en el Llandovery.

Distribución geográfica (localidades): En el paleocontinente Gondwana, región de la Cuenca de Bohemia. Aparece en las siguientes localidades: Cekov, Hrdlořezy (= Hrdlorec), Jinocany, Karýzek, Libeň (= Lieben), Lodénice (= Lodenitz), Malé Přílepy, Mt. Ded (= Mt. Drabov), Nucice (= Vinice), Podolí, Praskolesy (= Praskoles), Radotín, Šárka, Sedlec (= Sedletz), St. Ivan (=Sv.

Jan), Sterboholý, Strasnice (= Stražnitz), Trubín (=Trubín), Veselá (= Wesela), Vokovice, Vráž (= Wraž), Vrsovice (= Vrschovitz) y Zahořany (= Zahorzan).

Ejemplares estudiados:

Hay 13 ejemplares de esta especie, desde el Ordovícico Medio al Silúrico (seguramente Llandovery). En el Ordovícico Superior Medio, aparece en las Upper Hope Shales, en la localidad de Shelve area, en Shropshire (Inglaterra); en el Ordovícico Superior, aparece en la Zahořany Beds, en la localidad de Nucice (= Vinice), y en la *Étage D* de Barrande, en las localidades de Mt. Ded (= Mt. Drabov), Veselá (= Wesela), Vráž (= Wraž) y Zahořany (= Zahorzan); en formación y localidad desconocida en el Silúrico.

Hay un espécimen sin siglar, y el resto con las siglas: 19, 80213 (con esta sigla están registrados cuatro ejemplares), 80213a-c, 80213e, 19555, H 5477 y PG 4253. Es de destacar el buen estado de conservación del ejemplar G 19555.

Seis de estos especímenes fueron adquiridos del Dr. J. Barrande en 1856 (cuatro con la sigla 80213, 80213e y G 19555), un ejemplar de de F. W. Cassiner en 1938 (PG 4253), otro de la *Whittard Collection* sin año registrado (H 5477) y el resto de origen desconocido.

Diagnosis: Gran dimensión, mayores de 100 milímetros de longitud y 35 milímetros de ancho. Ángulo apical entre 21,5° y 31°. Densidad de costillas transversales entre seis y 15 unidades en cinco milímetros. Inclinación de costillas transversales de unos 4°. Ángulo intercostal varía de 160° a 167°. Tubérculos con forma piramidal, unidos en su base formando costillas longitudinales, con una densidad de 11 a 19 unidades en cinco milímetros.

Diagnosis diferencial: La especie con la que se le puede relacionar dentro de la colección estudiada es *Pseudoconularia nobilis* (Barrande, 1867), de la que se diferencia por la falta de líneas accesorias; mayor densidad de las costillas transversales, del orden de casi tres unidades más en cinco milímetros; y menor densidad de costillas longitudinales, casi tres veces menos.

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y forma piramidal recta. Los especímenes estudiados están incompletos. Lo normal es que se conserve una o dos de las caras. Estos fragmentos suelen tener una longitud entre 69,6 y 154,8 milímetros y ancho entre 28 y 37 milímetros. En una reconstrucción aproximada de uno de los especímenes más completos, siglado como 80213, tendría que haber medido al menos 102 milímetros de largo y 35 milímetros de ancho como mínimo, con lo que su relación longitud/anchura sería de 2,9. El espesor del exoesqueleto se ha podido medir en uno de los especímenes que muestra diferentes capas (PG 4253), con al menos un milímetro de espesor. Sección transversal cuadrangular. Sección transversal cuadrada o rómbica acorde a la reconstrucción de especímenes aplastados, en dos dimensiones. El ángulo apical medio oscila de 21,5° a 31°. Surco angular amplio y profundo, con flancos romos. Caras planas o ligeramente cóncavas. La línea media está marcada por una suave cresta, de un ancho de 0,30 a 0,92 milímetros. Ésta no interrumpe la ornamentación. No se observan líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada por costillas transversales, costillas longitudinales y tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes en la línea media y en el surco angular. Tienen una densidad media entre seis y 15 unidades en cinco milímetros. Con mayor densidad en la región apical que en la abertural. La inclinación de estas costillas fluctúa alrededor de 4°. Tienen una forma arqueada, con una conexión del tipo curva angulosa. Normalmente, el curso de las costillas transversales en la mitad de cada cara es recto, a excepción de algunos ejemplares, en los que se ha podido observar, como en alguno de los siglados con el número 80213, que en el recorrido de las costillas transversales de la línea media a la arista, en un primer momento se arquean con la convexidad adaberturalmente, para disponerse en la mitad del recorrido de esa distancia, con un arqueamiento de convexidad adapical hasta que llega al surco angular. El ángulo intercostal va de 160° a 167°, siendo menor, habitualmente, en la parte apical, aunque hay especímenes como 80213e en que el ángulo intercostal es mayor apicalmente. Costillas longitudinales más predominantes que las transversales, formadas por los tubérculos que portan las últimas. Tienen una densidad de 11 a 19 unidades en cinco milímetros. La relación costillas transversales/longitudinales va de 1:1,83 a 1:2,25. Los tubérculos tienen una forma cúbica o piramidal, que se unen longitudinalmente formando las costillas longitudinales. La densidad de los tubérculos varía de 11 a 19 unidades en cinco milímetros, en el sentido longitudinal del exoesqueleto.

No se ha podido observar abertura, ni tabique apical, ni ápice.

Discusión: En los especímenes estudiados se ha podido medir un espesor mínimo de un milímetro, pero puede llegar a ser 2,5 milímetros como midió Bouček (1928: p. 93) en ciertas partes del exoesqueleto. En el caso de los ejemplares del Museo Británico no se ha llegado a seccionar el exoesqueleto para observar su estructura interna o el espesor del exoesqueleto, por tanto la medida que se ha tomado corresponde al espesor de secciones naturales. Y, puede que en determinadas zonas, como aristas o septos, la medida fuese de 2,5 milímetros.

Se ha medido en el espécimen 80213e un ángulo “*apical*” de 17°, saliéndose de la media citada más arriba. Esto se debe a que el ejemplar en cuestión no tiene la parte más apical del exoesqueleto, siendo esta medida de la mitad del exoesqueleto, donde el ángulo apical va disminuyendo hasta el ángulo abertural que puede ser de 14° y 15°.

Barrande (1867: p. 40), Bouček (1928: p. 93) y Hessland (1949: p. 433) midieron anchos de la cresta que forma la línea media de hasta dos y 3,5 milímetros, contrastando con los especímenes que he estudiado que miden como máximo casi un milímetro de ancho. Puede que la respuesta se encuentre en que el tamaño de los especímenes esté relacionado con el grosor de las estructuras. Por tanto, al ser especímenes de menor dimensión, repercute en las estructuras, siendo de menor dimensión, y por tanto el ancho de la línea media es menor.

Otro punto de variación con las descripciones de Barrande (1867) o Bouček (1928) es la diferencia del ángulo intercostal, que para el último de los autores citados, el ángulo intercostal es siempre menor apicalmente, siendo una constante, a diferencia de los especímenes estudiados en los que podemos ver el caso opuesto, seguramente influido por la deformación del exoesqueleto.

En el caso de la disposición de los tubérculos, según Bouček (1928: p. 93) los vértices de los tubérculos están dirigidos hacia la abertura. Sin embargo, teniendo en cuenta a Barrande (1867: p. 41) estos vértices están dirigidos adapicalmente. En los especímenes que he estudiado no se ha observado una disposición preferente, sino más bien sin ninguna disposición, permaneciendo las puntas a la altura del centro de la base de los tubérculos.

Observaciones:

- No se ha escrito el número de sintipos descritos por Barrande (1867) porque dicho autor no lo especificó. Lo único que se saca en conclusión leyendo su obra, es que Barrande (1867) estudió, al menos, 13 ejemplares pertenecientes a nueve yacimientos, de los cuales figuró 7 pertenecientes a tres yacimientos distintos: Mt. Ded (= Mt. Drabov), St. Ivan (=Sv. Jan) y Vráž (= Wraž),
- Se han encontrado especímenes de esta especie que debieron de superar los 300 milímetros de longitud y 110 milímetros de ancho (Bouček, 1939: p. A114), siendo los conuláridos más grandes que se conocen, de ahí el nombre de la especie.
- Esta especie es muy abundante en la Cuenca de Bohemia, donde se han registrado más de 200 ejemplares (Bouček, 1928: p. 92).
- Lo normal es encontrar los especímenes aplastados e incompletos. Así, de los estudiados, sólo hay uno que no esté aplastado, en una proporción de 14 a uno.

***Pseudoconularia magnifica* (Spencer, 1879)**

(Lámina 40: figuras 1-2)

* 1879 *Conularia magnifica* Spencer, 62-63.

1884 *Conularia magnifica* Spencer, 58-59, pl. 9: figs. 1, 1a-b.

1886 *Conularia magnifica* Spencer, p. 607, pl. 9: figs. 1a-b.

1941 *Pseudoconularia magnifica* (Spencer, 1879); Sinclair, 126-128, pl. 1: figs. 1-6.

1948a *Pseudoconularia magnifica* (Spencer, 1879); Sinclair, 141-143, pl. 11.

Serie tipo:

Lectotipo: *Pseudoconularia magnifica* (Spencer, 1879) del Niagariense, Ludlow (Silúrico). Procedente de Hamilton, provincia de Ontario (Canadá). Se localiza en el *Redpath Museum*

(McGill University, Québec, Canadá), bajo la sigla 1019. Asignado, descrito y figurado por Sinclair (1941: 126-127, pl. 1: figs. 1-6; 1948a: p. 142. pl. 11).

Sintipo: *Conularia magnifica* Spencer, 1879 del Niagariense, Ludlow (Silúrico). Procedente de Hamilton, provincia de Ontario (Canadá). Ejemplar de la colección privada de Spencer que fue destruido por el fuego que sufrió la Washington University a finales del siglo XIX, acorde al Dr. D. K. Greger (*vide* Sinclair (1941: p. 126).

Distribución estratigráfica: Aparece en las épocas Wenlock y Ludlow (Silúrico). Exactamente en el Lockport Group del Wenlock y Niagara Formation del Ludlow.

Distribución geográfica (localidades): Sólo se ha encontrado en el paleocontinente Laurencia, en las localidades de Niágara (Canadá), Hamilton en Ontario (Canadá) y localidad sin registrar en EE.UU.

Ejemplares estudiados:

Hay un único ejemplar de esta especie, del Niagariense, Ludlow (Silúrico). En la localidad de Hamilton, en Ontario (Canadá). Con la sigla G 14827. Adquirido en 1904 de la C.C. *Grant Collection*.

Diagnosis: Ejemplares de gran dimensión, más de 100 milímetros de longitud. Ángulo apical mayor de 18°. Surco angular somero, con flancos romos. Tubérculos con forma piramidal puntiaguda, aunque están normalmente erosionados, con forma semiesférica, y disposición transversal y puede que longitudinal.

Diagnosis diferencial: Se le puede relacionar con *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867) y *Pseudoconularia nobilis* (Barrande, 1867) de las que difiere, por menor ángulo intercostal, unos 40°; menor densidad de las costillas transversales, la mitad; mayor inclinación de las mismas, entre casi tres y cuatro veces más; ligeramente menor densidad de los tubérculos; y ornamentación fundamentalmente transversal y no longitudinal a diferencia de *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867); y por menor ángulo intercostal, del orden de 15°; mayor densidad de las costillas transversales, casi del doble; y menor densidad de los tubérculos, del orden de la mitad, además de no llegar a unirse éstos, a diferencia de *Pseudoconularia nobilis* (Barrande, 1867).

Descripción: Conulariidae de simetría tetrámera y forma piramidal recta. Ejemplar aplastado, incompleto y erosionado, dejando ver la parte interna y externa del exoesqueleto, al estar en contacto dos caras opuestas. Con una longitud y ancho de 100 y 32 milímetros respectivamente. En una reconstrucción aproximada nos da que el espécimen debió de medir, al menos, 112,24 milímetros de longitud y 45,6 milímetros de ancho. La relación longitud/anchura probablemente fue de 2,4. El espesor del exoesqueleto puede alcanzar en algunas zonas en donde se ha medido un milímetro. La sección transversal no se ha podido observar. El ángulo apical varía de 20° a 27° dependiendo de la cara donde se mida, y afectado por el aplastamiento que ha sufrido el ejemplar. Surco angular somero, con flancos romos. Caras planas y puede que ligeramente cóncavas en la región apical. Línea media marcada por una ligera cresta y por el cambio de dirección de las costillas transversales. Se ha llegado a

medir dos milímetros de ancho de la línea media en la región apical, la mejor conservada en cuestión de relieve. No se han observado líneas secundarias, ni accesorias.

La ornamentación está formada, fundamentalmente, por costillas transversales y tubérculos. Las costillas transversales son coalescentes tanto en la línea, como en el surco angular. Tienen una densidad de cinco a seis unidades en cinco milímetros. La inclinación oscila de 10° a 19°. Tienen una forma arqueada, con una conexión del tipo curva flexionada. El ángulo intercostal, en la porción que se ha podido medir, es de 140° a 144,5°. Se pueden observar tres constricciones en la región apical del espécimen, en la capa externa, que afecta a la disposición de las costillas transversales y a su ángulo intercostal, haciéndolo más agudo. Tubérculos que tienen una disposición fundamentalmente transversal, y que en el fragmento del que disponemos, no se llega a ver ninguna disposición longitudinal. Tienen una forma piramidal puntiaguda distalmente, y en la parte más erosionada del espécimen tienen forma semiesférica. Su densidad es de siete a ocho unidades en cinco milímetros en el sentido transversal. Surcos intercostales puede que sean en algunas zonas ligeramente más anchos que las costillas transversales.

No se conserva, ni se tiene información de publicaciones en las que se haya descrito septo, abertura, o tabique apical, o ápice.

Discusión: Debido al aplastamiento del ejemplar no se puede decir si las caras son planas, y lo único que se puede asegurar es que su porción apical tiene una ligera concavidad hacia el interior. Sinclair (1941) describió ciertas crestas longitudinales paralelas a los márgenes faciales que llegan a cortar a la línea media que en nuestro espécimen no se han podido observar, probablemente debido a la escasez de exoesqueleto que se tiene, con tan sólo un fragmento. La disposición de la ornamentación longitudinalmente, que es característica diagnóstica de este género, sólo se puede observar en las proximidades a uno de los márgenes faciales, en la cara izquierda según observamos al espécimen.

Observaciones:

- El ejemplar de este taxón es un claro ejemplo del espesor del exoesqueleto. Se puede observar una de las caras rotas, con un corte limpio en el que se ha podido medir el espesor. Por otra parte, se han observado al menos tres capas en la superficie del mismo.
- Es la primera vez que se registran nuevos especímenes de esta especie en la literatura. Hasta la tesis de Sinclair (1948a: p. 142) sólo se sabía de la existencia del holotipo.

Después de este estudio sistemático sobre la colección del NHM, se han producido varios cambios en la sistemática de este grupo de organismos.

Por una parte, la especie tipo del género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821: *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821, ha sido escindida en tres especies, pertenecientes a dos géneros distintos: *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845); *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821); y *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855). Como ya se ha comentado anteriormente (ver *P. quadrisulcata* [Sowerby, 1821]), Sowerby (1821) había agrupado bajo el mismo nombre especímenes diferentes, pertenecientes a períodos distintos (Silúrico y Carbonífero) (Sandberger, 1847; McCoy, 1855). Teniendo en cuenta que estos ejemplares no pertenecen al género *Conularia*, se ha propuesto como especie tipo de dicho género a *Conularia niagarensis* Hall, 1852, ya citada por Sinclair (1940a) como la especie más cercana al genotipo.

También se han descrito cinco nuevas formas, cuatro de ellas pertenecientes a un mismo género. La primera: *Conularia forbesi* sp. nov. con un único espécimen que ya había sido diferenciado del resto con el nombre actual, como especie nueva, pero sin validar, por lo que hasta la fecha era *nomen nudum*. La segunda es *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov. con también un solo espécimen, incompleto, pero en muy buen estado de conservación, que se diferencia de la especie con la que se le había relacionado: *Conularia* cf. *laevigata* Morris, 1845, y con el resto de las especies descritas dentro del género al que pertenece. La tercera, *Paraconularia ravenswoodi* sp. nov., identificada previamente como *Conularia inornata* Dana, 1849, especie que actualmente pertenece al *Notoconularia* Thomas, 1969, de la que se diferencia por el surco característico de este último género citado, además de la sección transversal, ángulo apical y densidad de las costillas transversales, sin que estas características sean efectos tafonómicos (Simões, M.G., 2003). Especie que no se ha podido equiparar con ninguna otra especie del NHM, ni de la bibliografía. Y por último: *Paraconularia larae* sp. nov., y *Paraconularia raymondi* sp. nov., ambas previamente identificadas como *Conularia laevigata* Morris, 1845. Es obvio que no pertenecen a esta última especie, que se incluye en el género *Notoconularia* Thomas, 1969, caracterizado por un surco angular dividido en dos, por una cresta mesial, ni tampoco pertenecen a una misma especie ya que difieren totalmente, desde la relación longitud/anchura, el ángulo apical y los flancos de los surcos angulares. Al igual que *P. ravenswoodi* sp. nov., difiere de cualquier otra especie con la que se ha podido comparar y con las descritas en la bibliografía.

Algunas de las especies estudiadas en esta obra fueron descritas con un conjunto de especímenes, los sintipos, de los que se ha escogido uno, el lectotipo, como referencia. Se han seleccionado nueve lectotipos entre los sintipos de *Conularia fecunda* Barrande, 1867; *Conularia destinezi* Moreels, 1888; *Conularia planiseptata* Slater, 1907; *Conularia plicata* Slater, 1907; *Conularia punctata* Slater, 1907; *Conularia acuta* Roemer, 1843; *Conularia acutilirata* Fletcher, 1938; *Conularia tenuis* var. *maculosa* Slater, 1907; y *Conularia grandissima* Barrande, 1867.

También se han observado pérdidas de material original, en el que estaba basado algunas de descripciones de especies. Consecuentemente, se han asignado 10 neotipos, pertenecientes a las siguientes especies: *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866); *Archaeoconularia*

llanvirnensis (Hicks, 1875); *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930; *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842; *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845); *Paraconularia crawfordsvillianus* (Owen, 1862); *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844); *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) y *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).

Hay dos especies que se han considerado sinónimas de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) y *M. anomala* (Barrande, 1867). Así, después del estudio de algunos de los ejemplares de *Metaconularia manni* (Roy, 1935) y comprobar que coincidían en la ornamentación, tamaño y ángulo apical de *M. aspersa* (Lindström, 1884) se han considerado sinónimos. Atendiendo al al Principio de Prioridad del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, la primera es sinónima de la segunda. Por otra parte, se ha podido equiparar a *M. anomala* (Barrande, 1867) con *Conularia rugulosa* Barrande, 1867, ambas coinciden mayoritariamente en todos los caracteres que las definen. Sólo hay dos de los caracteres que no se han podido observar debido a la conservación: tipo de conexión de las costillas transversales e inclinación de éstas. Ya en un primer momento Barrande (1867: 51-52) escribe que son especies análogas y que coinciden estratigráfica y geográficamente. Sin embargo, después de encontrar especímenes de *Conularia anomala* Barrande, 1867, con ornamentación típica del género de *Metaconularia* Foerste, 1928, que coinciden con la ornamentación descrita por Barrande (1867) y Bouček (1928), se puede afirmar que los ejemplares de ambas especies son coespecíficos. Volviendo a aplicar el Principio de Prioridad, es *Metaconularia rugulosa* (Barrande, 1867) sinónimo posterior de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867).



10- Filogenia de los conuláridos

10- Filogenia de los conuláridos

10- Filogenia de los conuláridos

10.1- Análisis filogenético

10.2- Resultados y diagnosis de los árboles obtenidos

10.3- Evolución de los caracteres y su optimización

10.4- Comentarios a la hipótesis filogenética propuesta

El estudio filogenético se puede llevar a cabo según dos concepciones distintas: (1) la similitud global, que es la concepción fenética (o taxonomía numérica); y (2) acorde al análisis de los caracteres (plesiomorfías, apomorfías y homoplasias) que es la concepción cladística que desde aquí se seguirá.

Hasta ahora los únicos análisis filogenéticos que han tenido en cuenta a los conuláridos han sido los de Babcock (1991b), Van Iten (1991), Van Iten *et al.* (1996), Van Iten *et al.* (2006b) y Leme (2006). El primer y último autor estudian los conuláridos teniendo en cuenta los géneros, obteniendo las relaciones entre los mismos, a diferencia de los estudios de Heyo Van Iten y colaboradores en los que relacionan el grupo con ctenóforos y ciertas clases de cnidarios, para aclarar las afinidades biológicas del grupo que estamos estudiando.

Babcock (1991b) llevó a cabo un estudio filogenético de tipo fenético, basándose en 40 caracteres de 25 géneros de conuláridos expresados en una matriz binaria que fue tratada con el programa de interpretación estadística Systat. Una vez elaborados los datos, obtuvo un dendrograma (figura 33) en el que se discierne entre conuláridos y no conuláridos, conforme a las distancias euclídeas hasta 0,39 y 0,59 respectivamente, con el que concluye que algunos de los géneros como *Conularina* Sinclair, 1942 sólo tienen una apariencia similar a los conuláridos, pero que en realidad no eran. Y de los 25 géneros, sólo 12 pueden formar un grupo monofilético.

El mismo año que sale a la luz el estudio de Babcock (1991b), Van Iten (1991b) publica un cladograma de su tesis, realizada dos años antes, en la que llevó a cabo un estudio filogenético por primera vez con el método cladístico. Este estudio analiza 20 caracteres anatómicos y del ciclo de vida de conuláridos y otros cnidarios extintos, y concluye que los escifozoos son los organismos más afines a los conuláridos. Subsiguientemente, Van Iten *et al.* (1996) realizaron otro estudio, con 12 caracteres de conuláridos, relacionando ctenóforos, cnidarios extintos y *Sphenothallus* Hall, 1847, en dos cladogramas y volvieron a concluir que con el grupo que más afinidad tenían los conuláridos, era con los escifozoos. Recientemente (Van Iten *et al.*, 2006b) se ha publicado otro cladograma en el que se ratifica la mayor afinidad con los escifozoos, y dentro de éstos con los coronados, después del estudio de 87 caracteres definidos por Marques & Collins (2004) sobre los cnidarios.

También recientemente, Leme (2006) se propuso estudiar, mediante el método cladístico, las subfamilias de conuláridos propuestas por Moore & Harrington (1956b) en su *Treatise on Invertebrate Paleontology*, con el análisis de 17 caracteres procesados con PAUP. En los cladogramas propuestos se observa que estos grupos no están formados por sinapomorfías (caracteres derivados compartidos), sino más bien por plesiomorfías (caracteres primitivos compartidos originados en un ancestro común) y homoplasias (similitudes que no son debidas a parentesco). Por tanto, no hay razón de ser para las subfamilias. Es en este estudio en el que me basé a la hora de elaborar el cuadro sistemático de los conuláridos (tabla 12).

10.1- Análisis filogenético

El análisis de las relaciones filogenéticas se ha realizado en cuatro etapas:

1. Se ha elaborado una lista de 34 caracteres que se podían discernir en la mayor parte de los géneros.
2. Se han codificado los caracteres numéricamente para su posterior utilización en la matriz de datos con la que se elaboraron los árboles o cladogramas (Farris, 1970).
3. Se han elaborado los cladogramas mediante el programa PAUP.
4. Se ha elegido un cladograma por el Criterio de Optimización (ACCTRAN), basándose en el *principio de parsimonia* (presencia del menor número de incongruencias). Al haber obtenido cladogramas con la misma longitud o parsimonia se ha utilizado el método de consenso de Bremer (1990) para la obtención del cladograma de consenso.

Seguidamente realizaré un estudio cladístico, basado en 34 caracteres sinapomórficos (indican la relación de parentesco de los conuláridos), para observar si hay grupos naturales (monofiléticos) dentro de los géneros estudiados en la colección del NHM. Para ello se han estudiado detalladamente más de 753 especímenes (incluyendo los 11 géneros), tanto con microscopio óptico como de barrido, fotografías digitales y con el estudio de moldes de yeso que tienen casi todos los tipos de la colección.

Se han utilizado todos los datos de caracteres presentes en los ejemplares, incluyendo los biométricos, que diferencian unos taxones de otros. En la terminología utilizada, se ha seguido principalmente la propuesta por Sendino (2006) que es ampliada en esta obra (*Morfología y terminología de los conuláridos*).

El grupo interno está definido por los géneros que tienen representación en la colección del NHM:

Archaeoconularia Bouček, 1939
Calloconularia Sinclair, 1952
Climacoconus Sinclair, 1942
Conularia Miller in Sowerby, 1821
Ctenoconularia Sinclair, 1952
Eoconularia Sinclair, 1944
Mesoconularia Bouček, 1939
Metaconularia Foerste, 1928
Notoconularia Thomas, 1969
Paraconularia Sinclair, 1940
Pseudoconularia Bouček, 1939

Se ha considerado como grupo externo (Watrous & Wheeler, 1981) a *Sphenothallus* Hall, 1847, un cnidario considerado por Van Iken *et al.* (1996) como el cnidario más próximo a los conuláridos.

Los datos se han codificado en formato NEXUS (Swofford, 1990) mediante el editor de matrices de MacClade 3.08 (Maddison & Maddison, 1992). El archivo NEXUS se ha analizado en PAUP 3.1.1 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Swofford, 1990). No hemos utilizado la última versión de este programa, PAUP* 4.0 distribuida por la editorial Sinauer Associates, Inc., debido a que, aunque estable y comprobada, es una versión beta y por lo tanto no es definitiva. La búsqueda del árbol más parsimonioso (con el menor número de transformaciones en los caracteres como consecuencia de la evolución) se ha realizado mediante una búsqueda exhaustiva utilizando el algoritmo *branch and bound* (BB) que consiste en la enumeración de todas las soluciones posibles, donde las menos posibles son descartadas en bloque, utilizando los límites estimados superior e inferior de la cantidad optimizada.

Los análisis se han realizado con un PC Pentium® IV, en un entorno Executor 2.0 Ardi® emulador de Macintosh®.

Series de transformación:

En un principio se van a definir los 34 caracteres (series de transformación) en los que se ha basado el análisis cladístico y su codificación para poder ser analizados comparativamente, y posteriormente se mostrará la matriz utilizada en la obtención de los cladogramas. Las acotaciones mostradas en la codificación no son arbitrarias, sino que son los límites que muestran las mayores discontinuidades posibles. Los caracteres aparecerán ordenados en la matriz con sus series de transformación.

El motivo por el que se han utilizado caracteres multiestado es porque hay un conjunto de estos últimos que están presentes en todas las especies estudiadas atribuidas a estos géneros.

Se han considerado los estados como no ordenados.

- **Carácter 1:** Forma de la línea media. Se refiere a si la línea media está en relieve, con forma de cresta, o si está surcada, o puede que no tenga ni cresta ni surco y se marque por el cambio de dirección de las costillas transversales a su paso.

Codificación:

0 = cresta
1 = surco
2 = marcada por las costillas transversales

- **Carácter 2:** Forma de las líneas secundarias. Estas líneas que bordean a la línea media de las caras, pueden estar o no presentes, y en el caso de estarlo pueden estar en cresta o en surco.

Codificación:

? = desconocido

0 = cresta

1 = surco

2 = no tiene

- Carácter 3: Forma de las líneas accesorias. Al igual que las líneas secundarias, pueden existir o no, y en el caso de tenerlas pueden estar en cresta o en surco.

Codificación:

? = desconocido

0 = cresta

1 = surco

2 = no tiene

- Carácter 4: Forma del contorno de la sección transversal. Normalmente la sección transversal suele ser homogénea a lo largo del exoesqueleto, y esta sección se refiere a la región abertural si la hubiese, y sino a la altura a la que se pueda observar ya que los ejemplares pueden encontrarse fragmentados.

Codificación:

0 = cuadrada

1 = rómbica

2 = rectangular

3 = octogonal

4 = triangular

5 = hexagonal

6 = circular/elíptica

- Carácter 5: Torsión del exoesqueleto. Éste puede mostrar o no un recurvamiento en su región apical, o incluso sufrir torsión en toda su longitud como algunos especímenes de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867).

Codificación:

0 = 0°-10°

1 = 11°-30°

2 ≥ 31°

- Carácter 6: Ángulo apical. Este ángulo puede variar de unos géneros a otros. Nos indica el grado de afilamiento.

Codificación:

0 = 0°-10°

1 = 11°-20°

2 ≥ 21°

- Carácter 7: Ángulo abertural. También indica su afilamiento.

Codificación:

? = desconocido

0 = 0°-10°

1 = 11°-20°

2 ≥ 21°

- Carácter 8: Espesor del exoesqueleto. Ya se ha comentado en el apartado anterior que hay una tendencia al engrosamiento de los exoesqueletos que se hace notable desde el Ordovícico al Pérmico.

Codificación:

? = desconocido

0 < 1 mm

1 ≥ 1 mm

- Carácter 9: Longitud del exoesqueleto. Puede variar de apenas unos milímetros hasta casi medio metro.

Codificación:

0 < 50 mm

1 = 50-99 mm

2 = 100-199 mm

3 ≥ 200 mm

- Carácter 10: Anchura del exoesqueleto. Medido, si es posible, en el margen de la terminación abertural.

Codificación:

0 = 0-15 mm

1 = 16-29 mm

2 ≥ 30 mm

- Carácter 11: Relación longitud/anchura. Es un indicador del estrechamiento.

Codificación:

0 = 0-3

1 > 3-5

2 > 5

- Carácter 12: Ángulo intercostal. Es un indicador de la disposición de las costillas transversales junto con la inclinación de las mismas.

Codificación:

? = desconocido

0 < 141º

1 ≥ 141º

- Carácter 13: Costillas transversales. Se refiere a la existencia o no de las mismas.

Codificación:

0 = ausencia

1 = presencia

- Carácter 14: Costillas transversales en la línea media. Éstas pueden o no alternar a su paso, carácter determinante en la distinción de géneros. Codificación:

0 = coalescentes

1 = alternan

- Carácter 15: Costillas transversales en el surco angular. Éstas pueden o no alternar a su paso como el carácter anterior, siendo determinante en la distinción de géneros. En el caso de *Sphenothallus* Hall, 1847 no se ha llegado a describir.

Codificación:

? = desconocido

0 = coalescentes

1 = alternan

2 = se interrumpen

- Carácter 16: Densidad de las costillas transversales. Se refiere a la media aritmética o promedio de las costillas transversales en el conjunto del exoesqueleto.

Codificación:

0 = 0-15 en 5 mm

1 ≥ 16-30 en 5 mm

2 ≥ 31 en 5 mm

- Carácter 17: Densidad de las costillas transversales aberturalmente. Refiriéndose a la media aritmética o promedio de las costillas transversales en la región abertural.

Codificación:

? = desconocido

0 = 0-15 en 5 mm

1 ≥ 16-30 en 5 mm

2 ≥ 31 en 5 mm

- Carácter 18: Densidad de las costillas transversales apicalmente. Refiriéndose a la media aritmética o promedio de las costillas transversales en la región apical.

Codificación:

? = desconocido
0 = 0-17 en 5 mm
1 \geq 18-45 en 5 mm
2 \geq 46-70 en 5 mm
3 \geq 71 en 5 mm

- Carácter 19: Forma de las costillas transversales. Varían fundamentalmente de rectas a arqueadas, pero pueden ser, incluso, sigmoidales.

Codificación:

? = desconocido
0 = rectas
1 = arqueadas
2 = sigmoidales

- Carácter 20: Costillas longitudinales. Se refiere a la existencia o no de las mismas.

Codificación:

? = desconocido
0 = ausencia
1 = presencia

- Carácter 21: Densidad de las costillas longitudinales. Se refiere a la media aritmética o promedio de las costillas longitudinales en el conjunto del exoesqueleto.

Codificación:

? = desconocido
0 < 30 en 5 mm
1 \geq 31 en 5 mm

- Carácter 22: Relación costillas transversales/costillas longitudinales. Indicador de la proporción de las mismas.

Codificación:

? = desconocido
0 = 1:1 a 1:10 en 5 mm
1 \geq 1:11 en 5 mm

- Carácter 23: Tubérculos. Se refiere a la existencia o no de los mismos.

Codificación:

0 = ausencia
1 = presencia

- Carácter 24: Unión o no de los tubérculos.

Codificación:

? = desconocido

0 = no se unen

1 = se unen

- Carácter 25: Densidad de los tubérculos. Se refiere a la media aritmética o promedio de los tubérculos en el conjunto del exoesqueleto.

Codificación:

? = desconocido

0 = 0-60 en 5 mm

1 ≥ 61-150 en 5 mm

2 ≥ 151 en 5 mm

- Carácter 26: Crestas intercostales adapicales. Se refiere a la existencia o no de las mismas.

Codificación:

0 = ausencia

1 = presencia

- Carácter 27: Crestas intercostales adaberturales. Se refiere a la existencia o no de las mismas.

Codificación:

0 = ausencia

1 = presencia

- Carácter 28: Densidad de las crestas intercostales. Se refiere a la media aritmética o promedio de las crestas intercostales en el conjunto del exoesqueleto.

Codificación:

? = desconocido

0 = 0-15 en 5 mm

1 ≥ 16 en 5 mm

- Carácter 29: Surcos intercostales. Se refiere a la existencia o no de los mismos.

Codificación:

? = desconocido

0 = ausencia

1 = presencia

- Carácter 30: Forma de la arista o de los flancos del surco angular. Se refiere si está o están representados por una cresta afilada o tienen un contorno romo.

Codificación:

? = desconocido
0 = cresta
1 = romo

- Carácter 31: Surco angular. Se refiere a la existencia o no del mismo.

Codificación:

0 = ausencia
1 = presencia
2 = dividido en dos

- Carácter 32: Forma del contorno terminación abertural.

Codificación:

? = desconocido
0 = lobulada
1 = triangular

- Carácter 33: Conexión de las costillas transversales a la altura de la línea media.

Codificación:

? = desconocido
0 = curva angulosa
1 = arco gótico flexionado y curva flexionada
2 = arco gótico flexionado y curva angulosa
3 = arco gótico
4 = curva flexionada
5 = arco gótico flexionado

- Carácter 34: Inclinação de las costillas transversales. Ángulo medido en la arista.

Codificación:

? = desconocido
1 < 18
2 ≥ 18°

Estos datos y su relación con los géneros del NHM y *Sphenothallus* Hall, 1847 quedan representados en la matriz que figura a continuación (tabla 13) en la que se basará el cladograma de consenso obtenido con la optimización de los caracteres (figura 54).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
Archaeoconularia	1	1/2	1/2	0	1/2	1/2	0/1	0	0/2	0/1/2	1	?	1	0/1	0/1	1/2	2	3	1	0/1	?	?	0/1	0	1/2	0	0	?	0/1	0/1	1	1	4	1	
Colloconularia	0/2	?	?	0/1	0	2	?	?	0	?	1	?	1	1	2	1	1	?	?	1	?	?	1	0	?	0	1	?	0	1	1	?	0/4	1	
Conularia	0/1/2	2	2	0/1	0	0/1/2	0	?	0/1/3	1/2	1/2	0/1	1	0/1	0/1	0/1/2	0	0/1	0/1/2	0/1	?	?	?	1	0	0	0/1	0/1	?	0/1	?	1	0/1	1/3	1/2
Climacoceras	0	2	2	0/2	0	0/1/2	0/1	?	0	0	2	0/1	1	0/1	0/1	0/1	0	0/1	0/1	0/1	0	?	?	0	?	0	0	?	1	0/1	1	?	0/3	?	
Ctenoconularia	2	2	2	0/2	0	0/1	0/1	?	2	1/2	1/2	0/1	1	0	0/1	0	0/1	0	0/1	1	0	?	0/1	0	1	0	1	1	1	1	1	?	3/5	1/2	
Ectoconularia	0/2	2	2	0	0	1/2	1	?	0	0	0/1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	?	?	0	?	?	0	0	?	0	1	1	?	4	2	
Mesococonularia	0	?	?	0	?	0/1	0	0	2	1	2	1	1	0	0	0	?	?	1	0	?	?	1	0	?	0	1	?	0	?	1	?	3	1	
Metacoconularia	0/1/2	0/1/2	0/1/2	0/1/2/3/4	0/1	0/1/2	0/1/2	0	0/1/2	0/1/2	0/1/2	0/1	1	0	0	0/1/2	1/2	0/1/2	1	0/1	1	0	0/1	0/1	0/1/2	0	0/1	1	0/1	1	1	1	0/4	1/2	
Notoconularia	0/1/2	2	2	0/1/2	0/1	0/1	1	?	1/2/3	0/1/2	2	1	1	0/1	0/1	0	0	0	1	0	?	?	0	?	0	0	0	?	0	?	1/2	1	0	1/2	
Paracoconularia	0/1/2	2	2	0/1/2/4/5	0/1	0/1/2	0/1/2	?	0/1/2/3	0/1/2	0/1/2	0/1	1	0/1	1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	?	?	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	1	0	1/3/4/5	1/2	
Pseudococonularia	0/2	2	0/2	0	1/2	1/2	0/1	0/1/2	1/2	0/1/2	0/1	0/1	1	0	0	0	0	0	1	1	0/1	0/1	1	0/1	0	0	0	?	0	1	1	?	0	1/2	
Sphenothallis	?	?	?	6	2	2	2	0	0/1/2	0	2	?	0/1	0	?	0/1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?

Tabla 13. Matriz de caracteres en los que se basa el análisis cladístico de los conulídeos

10.2- Resultados y diagnosis de los árboles obtenidos

La matriz de datos se ha analizado en PAUP mediante la búsqueda *branch and bound*, obteniendo 678 topologías más parsimoniosas ($L = 38$; $CI = 0,789$; $RI = 0,714$; $RC=0,564$, siendo “L” la longitud del árbol; “CI” es el índice de consistencia que determina la firmeza del cladograma (grado de homoplasia); “RI” es el índice de retención que reduce el sesgo debido a la autopomorfía; y “RC” es el índice de consistencia reescalado que excluye los caracteres que no contribuyen a la construcción del árbol).

Debido al alto número de árboles obtenidos, hemos aplicado el método de *repesaje sucesivo* de Farris (1969), en el que se atribuyen nuevos pesos a los caracteres en función de los índices (RI, RC y CI) que describen el comportamiento de los caracteres en el análisis.

Para repesar los caracteres hemos utilizado el RI. Debido a una característica propia de PAUP, que no puede manejar decimales en los pesos de los caracteres, se les ha atribuido a éstos el valor de 1.000 como equivalente a la unidad. Las fracciones quedan, entonces, reflejadas como números enteros comprendidos entre 0 y 1000. Este método es iterativo, los resultados se vuelven a repesar y a analizar, deteniendo el proceso cuando los valores de la longitud se estabilizan durante tres búsquedas sucesivas. El repesaje sucesivo nos ha permitido obtener un subconjunto de los árboles más parsimoniosos de 175 topologías ($L=24999$; $CI=0,958$; $RI=0,939$; $RC=0,899$), que quedan sintetizados en el árbol de consenso 50% *majority rule*:

(*Sphenothallus*, *Archaeoconularia*, (*Calloconularia*, (((*Conularia*, (*Ctenoconularia*,
Mesoconularia))), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*), *Climacoconus*), *Eoconularia*,
Metaconularia, *Paraconularia*)),

que aparece en forma gráfica en la figura 54 y que es la que elegimos como hipótesis filogenética.

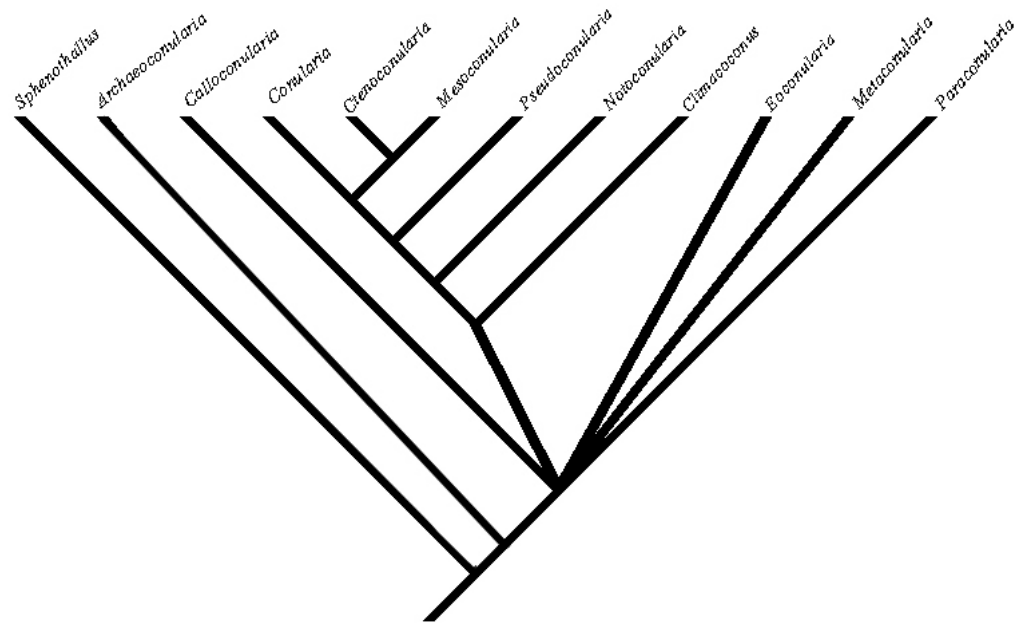


Figura 54. Cladograma de consenso 50% *majority rule* para los géneros de conuláridos del NHM (L = 38; CI = 0,784; RI = 0,714; RC=0,564)

10.3- Evolución de los caracteres y su optimización

Una vez conocida la topología óptima trataremos de ver la evolución de los caracteres a lo largo de la misma. Mediante este proceso trataremos de comprender las tendencias evolutivas, identificar las homoplasias y asignar el estado en aquellas áreas de incertidumbre en la que *a priori* no es posible establecerlos. Este proceso es conocido como optimización de caracteres y le llevaremos a cabo con MacClade 3.08 (Maddison & Maddison, 1992).

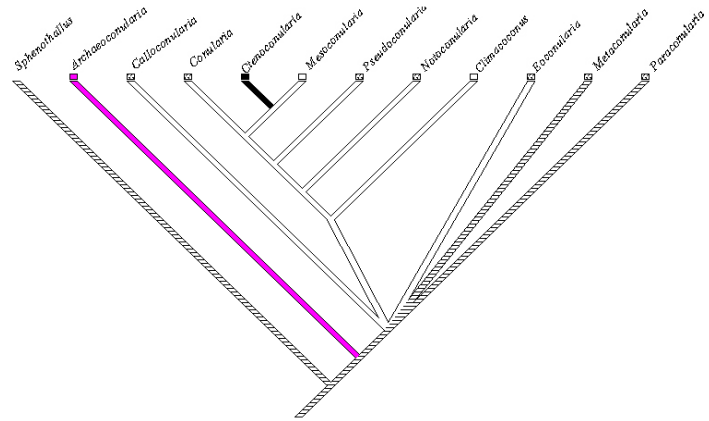
Para la optimización de caracteres aplicaremos el criterio de transformación acelerada ACCTRAN (ACCElERATED TRANSformation) que coloca el carácter cambiante como cierre a la raíz del cladograma donde grupo interno y externo divergen.

Se observa que los caracteres 2, 3, 4, 5, 8, 12, 13, 21, 22, 24, 26, 28, 30 y 31 (todos ellos multiestado), muestran tras la optimización y para todos los taxones analizados, un único estado. El tipo de optimización utilizado sugiere, para los caracteres anteriores y para todos los taxones los siguientes estados: 2 (2), 3 (2), 4 (2), 5 (0), 8 (0), 12 (1), 13 (1), 21 (1), 22 (0), 26 (0), 28 (1), 30 (1), 31 (1).

La optimización del resto de los caracteres se discute a continuación. En los cladogramas se codifica el estado del carácter de cada taxón mediante cuadros de color. Las ramas se colorean según la atribución del carácter obtenido con la optimización ACCTRAN.

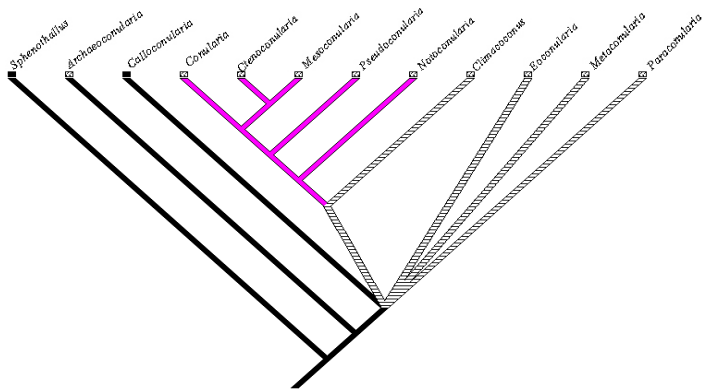
- **Carácter 1:** Forma de la línea media (0 = cresta [blanco]; 1 = surco [rosa]; 2 = marcada por las costillas transversales [negro]).

El clado ((((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia),
Notoconularia),
Climacoconus), tiene como
plesiomorfía el estado 0
(presencia de cresta), donde
Ctenoconularia tiene como
autapomorfía el estado 2
(línea media marcada por las
costillas transversales).



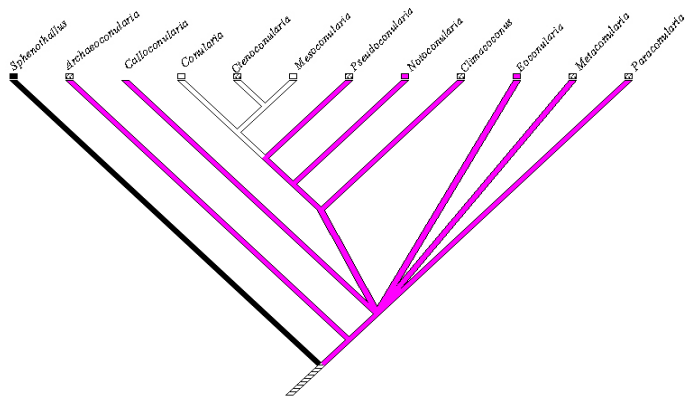
- **Carácter 6:** Ángulo apical (0 = 0°-10° [blanco]; 1 = 11°-20° [rosa]; 2 ≥ 21° [negro]).

Al clado (((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia),
Notoconularia) se le atribuye
el estado 1 (ángulo apical
comprendido entre 11º y
20º).



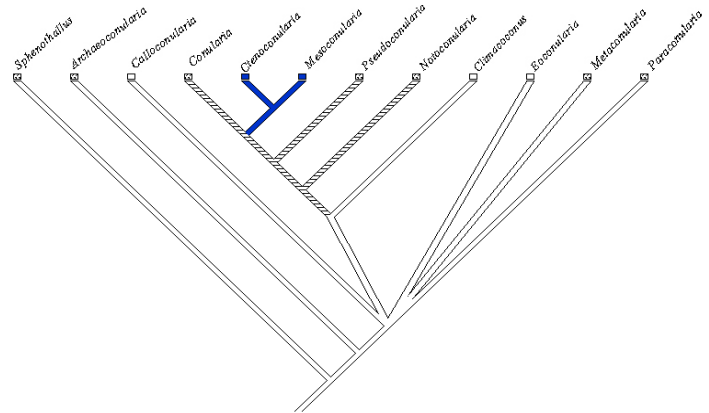
- **Carácter 7: Ángulo abertural** (0 = 0º-10º [blanco]; 1 = 11º-20º [rosa]; 2 ≥ 21º [negro]).

A todos los conuláridos se les atribuye el estado 1 (Ángulo abertural de entre 11º y 20º) con las excepción del clado ((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), que presentan como sinapomorfía un ángulo abertural de entre 0º y 10º (estado 0).



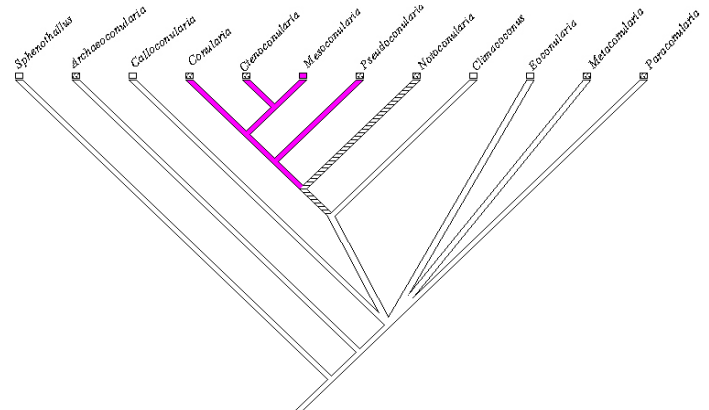
- Carácter 9: Longitud del exoesqueleto (0 < 50 mm [blanco]; 1 = 50-99 mm; 2 = 100-199 mm [azul]; 3 ≥ 200 mm).

El estado plesiomórfico de los conularídeos es 0 (longitud del exoesqueleto < 50 mm). El clado (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*) tiene exoesqueletos de longitud comprendida entre 100 y 199 mm (estado 2), situación que deja al resto los taxones del clado (((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*), con un estado incierto.



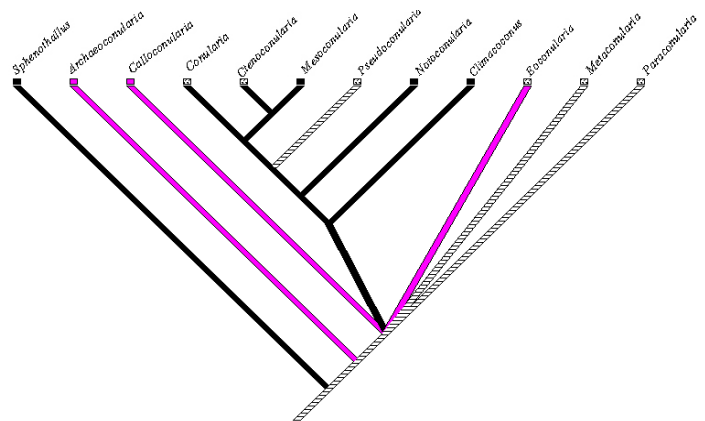
- Carácter 10: Anchura del exoesqueleto (0 = 0-15 mm [blanco]; 1 = 16-29 mm [rosa]; 2 ≥ 30 mm [negro]).

El clado ((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), muestra como sinapomorfía el estado 1 (anchura del exoesqueleto entre 16 y 29 mm) a pesar de que sólo este estado es seguro en *Mesoconularia*.



- Carácter 11: Relación longitud/anchura (0 = 0-3 [blanco]; 1 > 3-5 [rosa]; 2 > 5 [negro]).

Los taxones del clado ((((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*, *Climacoconus*) son de proporciones altas, igual que el grupo externo *Sphenothallus*. Al ser



Archaeoconularia, *Calloconularia* y *Eoconularia* de proporciones menores, no parece que la condición ancestral de los conuláridos sea la de *Sphenothallus*.

- Carácter 14: Costillas transversales en la línea media (0 = coalescentes [amarillo]; 1 = alternan [azul]).

Calloconularia tiene como autapomorfía el estado 1 (costillas alternantes).

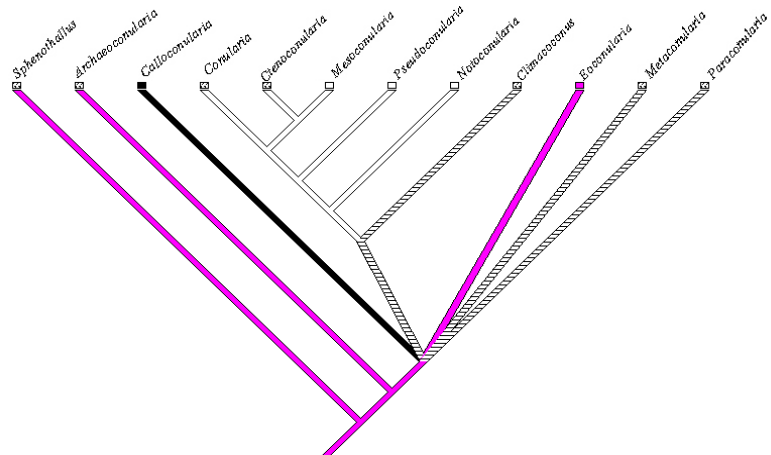
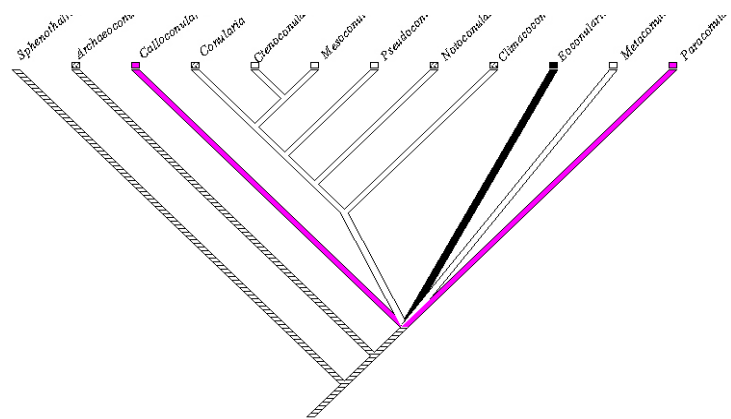
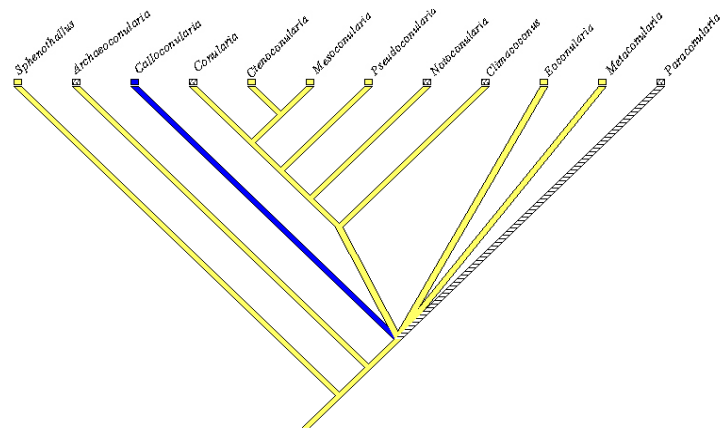
- Carácter 15: Costillas transversales en el surco angular (0 = coalescentes [blanco]; 1 = alternan [rosa]; 2 = se interrumpen [negro]).

El clado (((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*, *Climacoconus*) muestra como sinapomorfía el estado 0 (coalescentes).

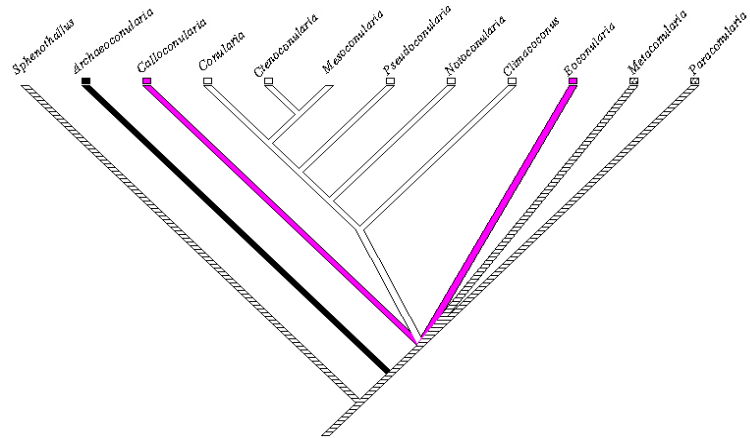
- Carácter 16: Densidad de las costillas transversales (0 = 0-15 en 5 mm [blanco]; 1 ≥ 16-30 en 5 mm [rosa]; 2 ≥ 31 en 5 mm [negro]).

El clado (((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*, *Notoconularia*) tiene el estado 0 (0-15 en 5 mm) como sinapomorfía.

- Carácter 17: Densidad de las costillas transversales aberturalmente (0 = 0-15 en 5 mm [blanco]; 1 ≥ 16-30 en 5 mm [rosa]; 2 ≥ 31 en 5 mm [negro]).

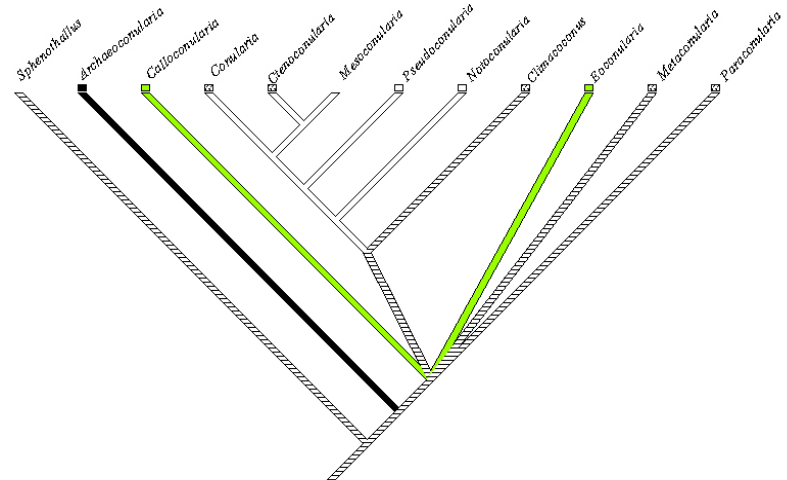


El clado (((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia),
Notoconularia,
Climacoconus) tiene
como sinapomorfía el
estado 0 (densidad de 0-
15 en 5 mm).



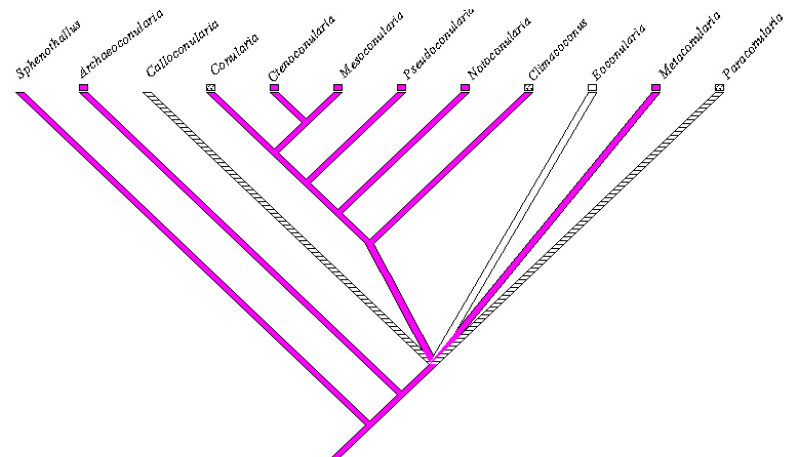
- Carácter 18: Densidad de las costillas transversales apicalmente (0 = 0-17 en 5 mm [blanco]; 1 ≥ 18-45 en 5 mm [verde]; 2 ≥ 46-70 en 5 mm [azul]; 3 ≥ 71 en 5 mm [negro]).

El clado (((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia,
Notoconularia) tiene
como sinapomorfía el
estado 0 (densidad de 0-
17 en 5 mm).



- Carácter 19: Forma de las costillas transversales (0 = rectas [blanco]; 1 = arqueadas [rosa]; 2 = sigmoidales [negro]).

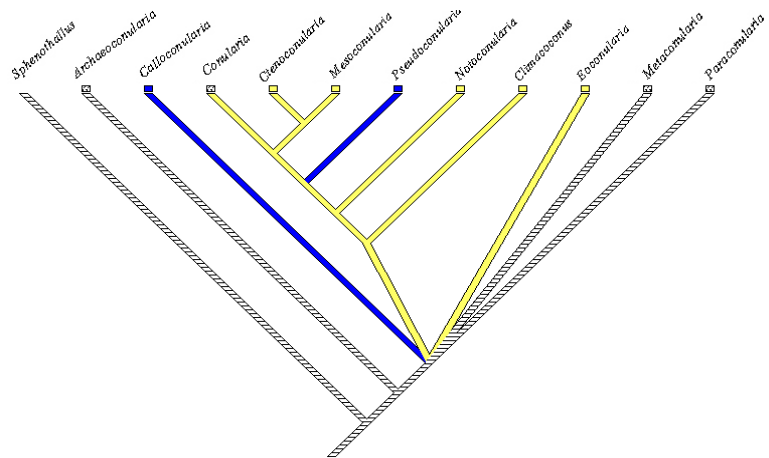
El clado (((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia,
Notoconularia,
Climacoconus) muestra
como sinapomorfía el
estado 1 (rectas), aunque
la atribución de estado
es incierta en
Climacoconus y
Conularia.



- Carácter 20: Costillas longitudinales (0 = ausencia [amarillo]; 1 = presencia [azul]).

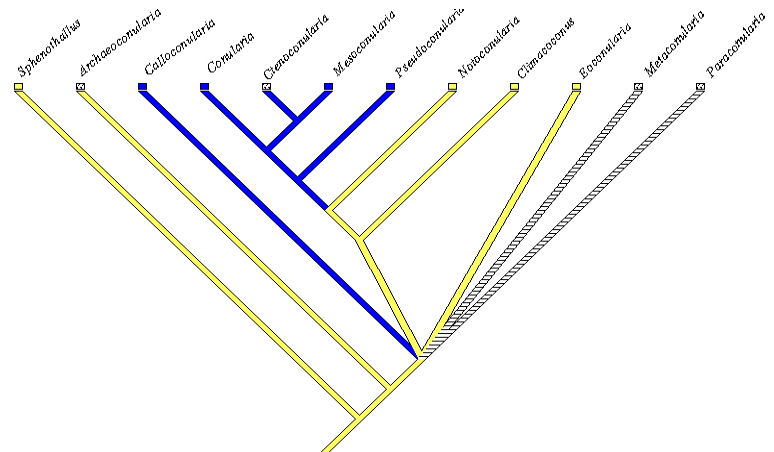
Dentro del clado
(((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia),
Notoconularia,
Climacoconus), que
tiene como
sinapomorfia el

estado 0 (ausencia), *Pseudoconularia* ha derivado y muestra como autapomorfía costillas longitudinales (estado 1). Por otra parte, *Eoconularia* también muestra el estado 0 (ausencia).



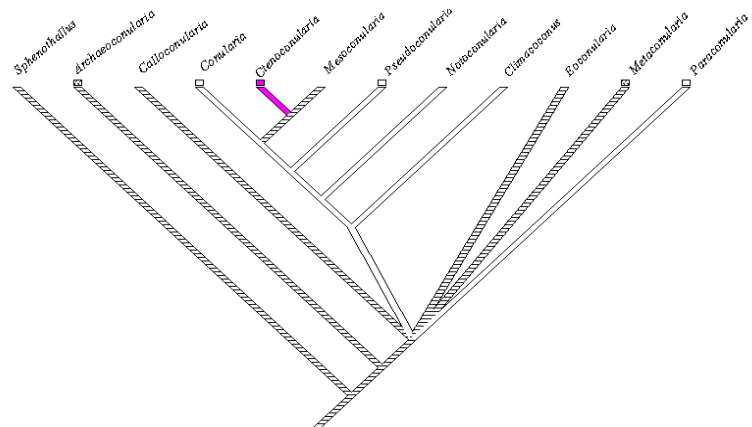
- Carácter 23: Tubérculos (0 = ausencia [amarillo]; 1 = presencia [azul]).

El clado ((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia) se
caracteriza por la presencia
de tubérculos (estado 1).



- Carácter 25: Densidad de los tubérculos (0 = 0-60 en 5 mm [blanco]; 1 ≥ 61-150 en 5 mm [rosa]; 2 ≥ 151 en 5 mm [negro]).

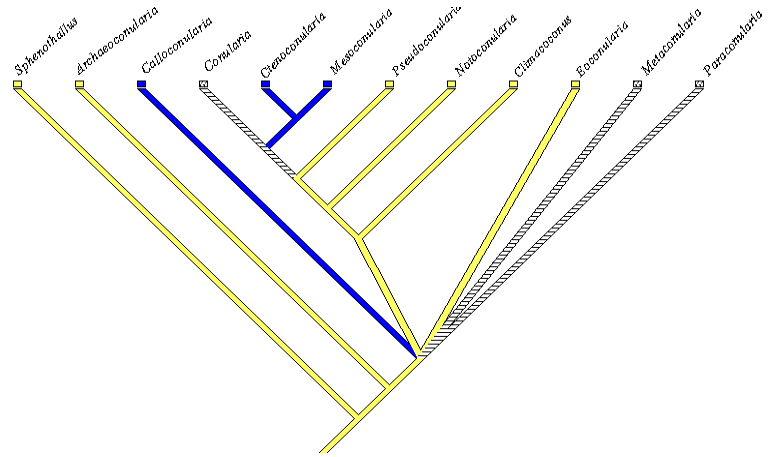
El clado (((*Conularia*,
(*Ctenoconularia*,
Mesoconularia)),
Pseudoconularia),
Notoconularia,
Climacoconus) debió
caracterizarse por el estado
plesiomórfico. Debido a la
presencia del estado 1 en
Ctenoconularia, el estado



ancestral en *Mesoconularia* no puede determinarse.

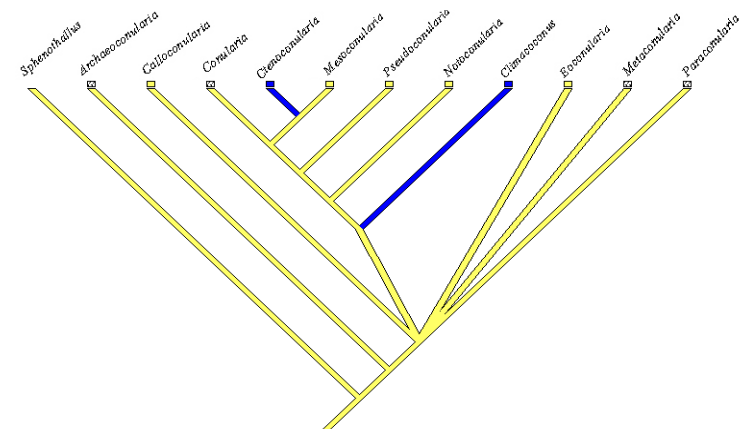
- **Carácter 27: Crestas intercostales adaberturales** (0 = ausencia [amarillo]; 1 = presencia [azul]).

El clado (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*) presenta como sinapomorfía crestas intercostales adaberturales (estado 1), si bien, el estado plesiomórfico del clado (((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*), *Climacoconus*) fue su ausencia (estado 0).



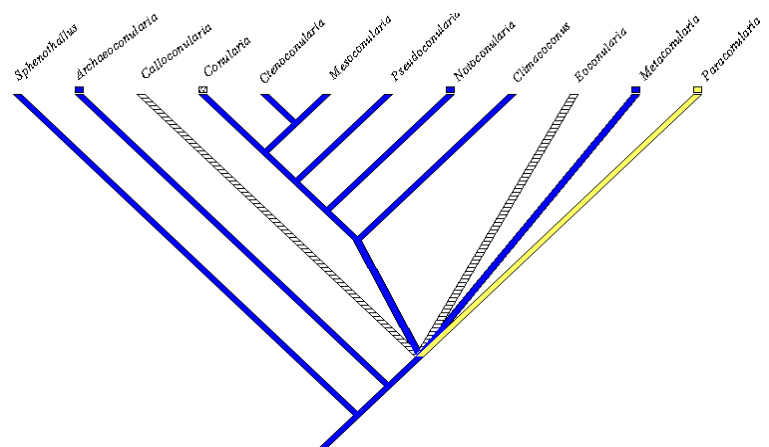
- **Carácter 29: Surcos intercostales** (0 = ausencia [amarillo]; 1 = presencia [azul]).

La existencia de surcos intercostales (estado 1) aparece independientemente como apomorfía en *Ctenoconularia* y *Climacoconus*.



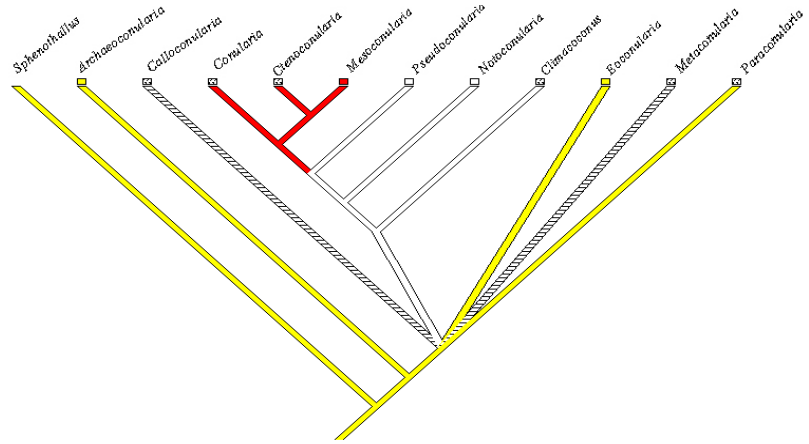
- **Carácter 32: Forma del contorno terminación abertural** (0 = lobulada [amarillo]; 1 = triangular [azul]).

Aunque el estado plesiomórfico (0) aparece sólo en *Notoconularia*, los miembros del clado (((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*),



Notoconularia), *Climacoconus*) debieron también mostrarlo ancestralmente.

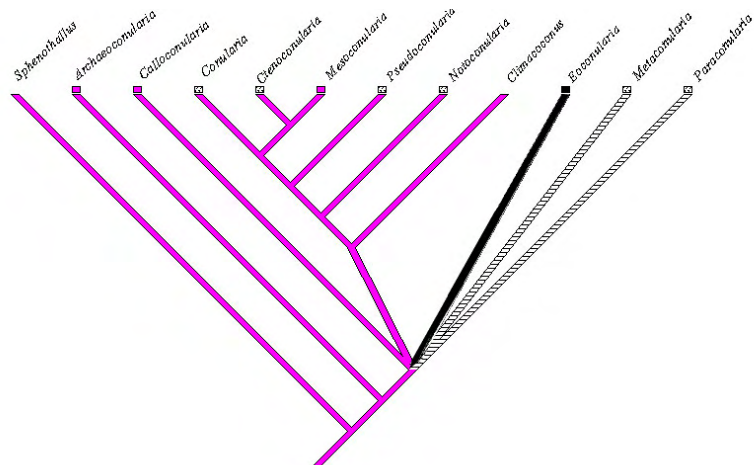
- Carácter 33: Conexión de las costillas transversales a la altura de la línea media (0 = curva angulosa [blanco]; 1 = arco gótico flexionado y curva flexionada; 2 = arco gótico flexionado y curva angulosa; 3 = arco gótico [rojo]; 4 = curva flexionada [amarillo]; 5 = arco gótico flexionado).



El clado ((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*) muestra como sinapomorfía el estado 3 (conexión en arco gótico), sin embargo, ésta es el resultado de la presencia del estado 3 en *Mesoconularia* y que se muestra con ambigüedad en *Conularia*. El resto del clado ((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*) debió de tener el estado plesiomórfico 0 (conexión en curva angulosa).

- Carácter 34: Inclínación de las costillas transversales (1 < 18° [rosa]; 2 ≥ 18° [negro]).

El clado (((((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*), *Climacoconus*) muestra como sinapomorfía el estado 1.



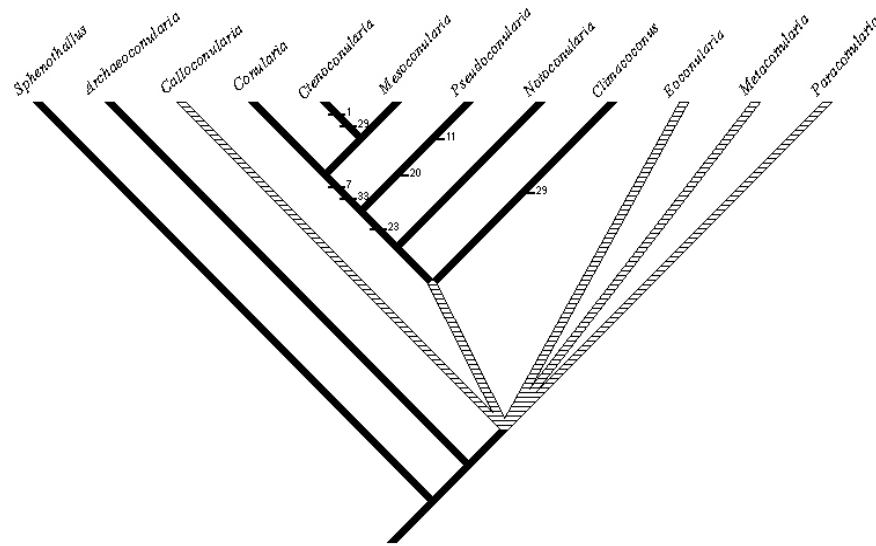


Figura 55. Trazado de todos los cambios no ambiguos (mínimo número de cambios)

10.4- Comentarios a la hipótesis filogenética propuesta

Esta hipótesis sitúa a *Archaeoconularia* en la base del cladograma. Esto es debido a que *Archaeoconularia* posee caracteres que marcan claras diferencias con el resto de los conuláridos como, por ejemplo, la no existencia de costillas transversales convencionales. Éstas no son visibles *de visu*, sólo observables con ayuda de microscopio, y suelen estar formadas por la alineación de diminutos tubérculos. Esta observación se relaciona directamente con la densidad de los tubérculos, que en este género es muy elevada.

Es de destacar el clado ((((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*), *Climacoconus*), que queda bien definido por cambios en varios caracteres, como se ha discutido a lo largo del apartado “*evolución de los caracteres y su optimización*”. Resulta de especial interés y se manifiesta por la siguiente serie de sinapomorfias:

1. Línea media en cresta.
2. Ángulo apical entre 0° y 10°.
3. Anchura del exoesqueleto entre 16 y 20 milímetros.
4. Relación longitud/anchura < 5.
5. Costillas transversales en el surco angular coalescentes.
6. Densidad de las costillas transversales entre 0 y 15 unidades en 5 mm.

7. Densidad de las costillas transversales aberturalmente entre 0 y 15 unidades en 5 mm.
8. Densidad de las costillas transversales apicalmente entre 0 y 17 unidades en 5 mm.
9. Costillas longitudinales ausentes, a excepción de *Pseudoconularia*.

El clado formado por *Conularia*, *Ctenoconularia* y *Mesoconularia*, aparece en el 100% de los 678 árboles más parsimoniosos y tras el pesaje sucesivo, comprobamos que la organización interna de este clado es: (*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), con lo que se concluye que *Conularia* es el grupo hermano de *Ctenoconularia* y *Mesoconularia*.

La hipótesis filogenética propuesta es una topología no resuelta completamente. Esta falta de resolución se debe a la dificultad de codificar adecuadamente unos caracteres relativamente simples y, por lo tanto, propensos a portar una señal filogenética débil. Esta peculiaridad causa una falta de resolución en la mayor parte del árbol. Sin embargo, se ha constatado que existe una estructura topológica que aparece en todos los árboles más parsimoniosos obtenidos en el análisis, que es el clado (*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)).



11 - Distribución geográfica y
estratigráfica. Tendencias
temporales de la morfología

11- Distribución geográfica y estratigráfica. Tendencias temporales de la morfología

11.1- Distribución geográfica y estratigráfica

La familia Conulariidae Walcott, 1886 es la que tiene mayor abundancia y mayor diversidad genérica (tabla 12) y específica dentro del suborden Conulariina Miller & Gurley, 1896. Aparece en todos los continentes, en un mínimo de 595 yacimientos y consta de 44 géneros. Su distribución estratigráfica se extiende desde el Ediacárico hasta el Jurásico Inferior. Por tanto, es la familia que tiene una mayor permanencia en el tiempo (tabla 5), más de 454 millones de años.

Los paleocontinentes donde aparece son: Avalonia, Báltica, S de China, Gondwana, Kazajstán, Laurencia y Siberia (tabla 2). En Gondwana se distinguen las siguientes regiones: África, Anatolia, Armórica, Australia, Cuenca de Bohemia, Hunsrück, Iberia, India, Sudamérica y Turingia (tabla 3).

Los países que incluyen los paleocontinentes y regiones dentro de Gondwana son:

Avalonia: Bélgica, Canadá, EE. UU., Reino Unido, Irlanda

Báltica: Alemania, Estonia, Noruega, República de Moldavia, Rusia, Suecia

S de China: República Popular China

Gondwana: África: Argelia, Marruecos, Mauritania, Nigeria, Sudáfrica

Anatolia: Turquía

Antártida: Reino Unido (Islas Malvinas)

Arabia: Jordania

Armórica: Francia, Italia (Cerdeña)

Australia: Australia, Nueva Zelanda

Cuenca de Bohemia: República Checa

Hunsrück: Alemania

Iberia: España, Portugal

India: India, Pakistán

Sudamérica: Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Perú, Uruguay

Turingia: Alemania

Kazajstán: Kazajstán

Laurencia: Belice, Canadá, EE. UU., Irlanda, Reino Unido

Siberia: Rusia

Después del estudio de esta colección se han observado zonas geográficas donde antes nunca se habían citado conuláridos, y otras donde aparecen en diferentes capas estratigráficas a las señaladas en estudios previos, enriqueciendo el registro cronológico.

Las regiones (condados/provincias) donde nunca antes se habían citado conuláridos teniendo en cuenta los paleocontinentes donde aparecieron son:

- Avalonia (Gales, Inglaterra, Irlanda y Canadá): Carmarthen, Carnarvon, Denbighshire, Montgomeryshire, Powys, Cornwall, Derbyshire, Cheshire, Cumberland, Devonshire (únicamente estudiado por Slater [1907]), Durham, Gloucester, Lancashire, Northamptonshire, Northumberland, Dublín, Cork y Terranova.
- Báltica (Polonia, Rusia): Montes de la Santa Cruz y Samara.
- Laurencia (Escocia, Belice, EE. UU.): Fifeshire, Mountain Pine Ridge y Second Range Cascade Mts.
- Gondwana (Francia, República Checa, Sudáfrica): Hérault, Snorgerka, Hex River, Cabo de Buena Esperanza y Hottenberg Bay.

Es de destacar la localidad checa de Snorgerka en la República Checa que previamente no había sido citada por Barrande (1867), Bouček (1928, 1939) o cualquier otro autor que haya estudiado este grupo en la Cuenca de Bohemia.

Acorde con la tabla creada en Microsoft ACCESS, en la que están registrados todos los ejemplares de todas las especies que se han publicado y los que figuran en los catálogos de los museos a los que se ha tenido acceso, se han elaborado las siguientes figuras (figuras 56-63) en las que se representan los hallazgos de las especies estudiadas en el NHM, por regiones. En cada figura se representan las especies de un mismo género. Por tanto, son ocho figuras que representan la distribución geográfica de los ocho géneros estudiados en el NHM. Los números con los que se representan las especies guardan un orden cronológico de aparición en el registro estratigráfico (tabla 14). Así, los números figuran intercalados entre los distintos géneros. Cronológicamente se distribuyen como se expone a continuación:

1. *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866)
2. *Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875)
3. *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893)
4. *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867)
5. *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867)
6. *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845)
7. *Paraconularia crustula* (White, 1880)
8. *Archaeoconularia coronata* (Slater, 1907)
9. *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832)
10. *Ctenoconularia cunctata* (Reed, 1933)
11. *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867)
12. *Ctenoconularia hispida* (Slater, 1907)
13. *Conularia plicata* Slater, 1907
14. *Paraconularia salteri* (Fletcher, 1938)

15. *Metaconularia slateri* (Reed, 1933)
16. *Conularia planiseptata* Slater, 1907
17. *Metaconularia punctata* (Slater, 1907)
18. *Conularia forbesi* sp. nov.
19. *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856)
20. *Pseudoconularia magnifica* (Spencer, 1879)
21. *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884)
22. *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842
23. *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855)
24. *Conularia albertensis* Reed, 1925
25. *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930
26. *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930
27. *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915
28. *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843)
29. *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821)
30. *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883)
31. *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862)
32. *Paraconularia tenuis* (Slater, 1907)
33. *Paraconularia maculosa* (Slater, 1907)
34. *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844)
35. *Conularia destinezi* Moreels, 1888
36. *Paraconularia* aff. *inornata* (Dana, 1849)
37. *Notoconularia inornata* (Dana, 1849)
38. *Paraconularia acutilirata* (Fletcher, 1938)
39. *Paraconularia raymondiensis* sp. nov.
40. *Paraconularia ravenswoodi* sp. nov.
41. *Paraconularia derwentensis* (Johnston, 1887)
42. *Paraconularia lae* sp. nov.
43. *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov.



Figura 56. Distribución geográfica de las especies del género *Archaeoconularia* Bouček, 1939

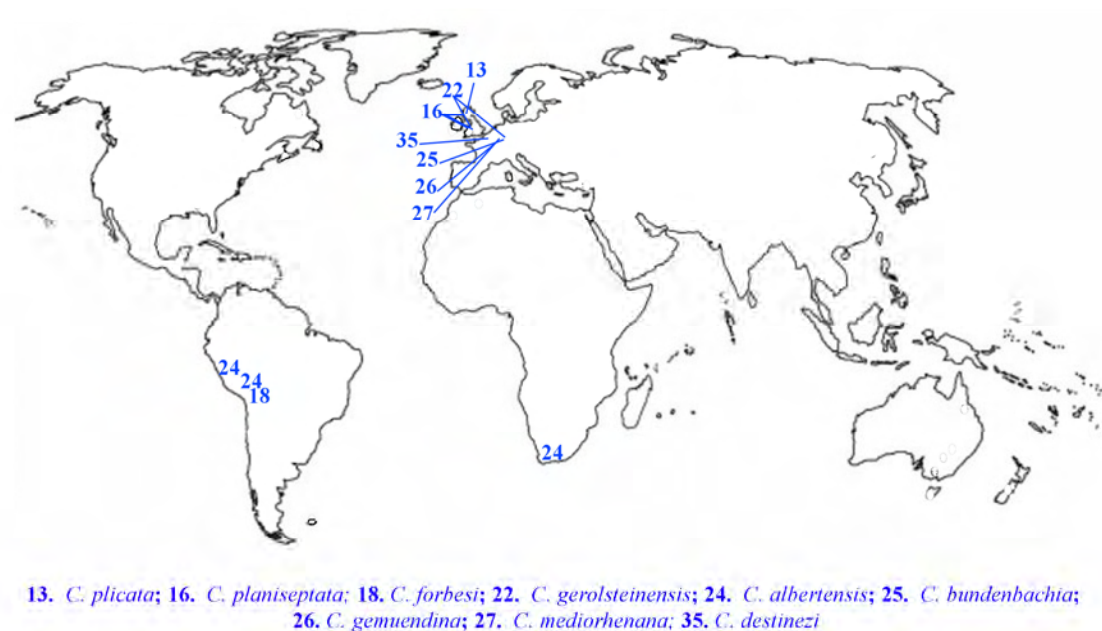


Figura 57. Distribución geográfica de las especies del género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821

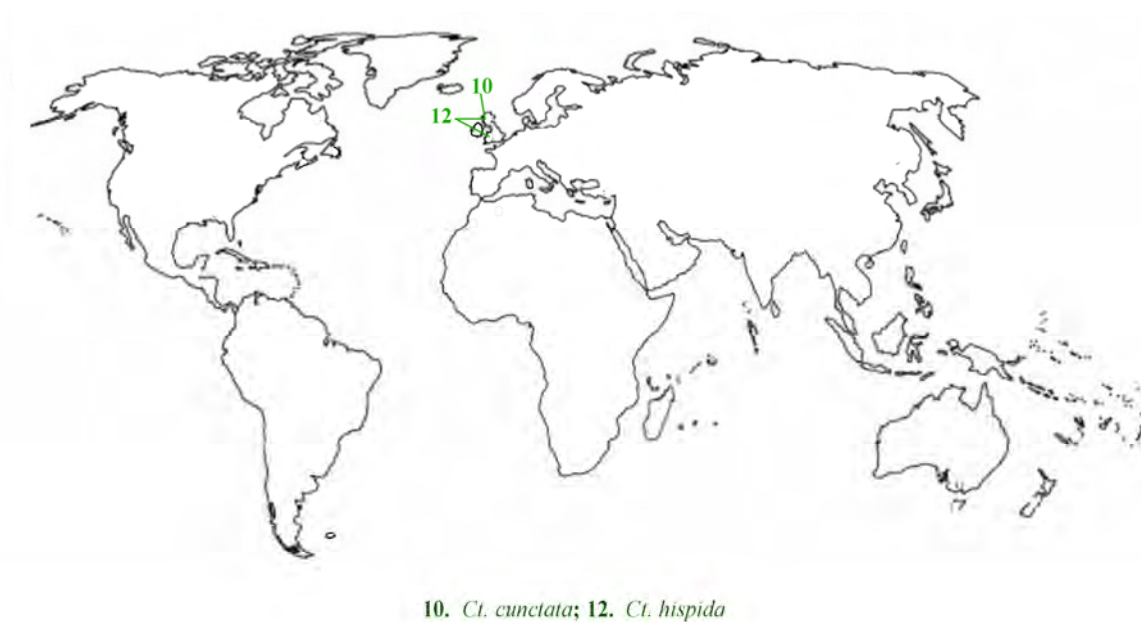


Figura 58. Distribución geográfica de las especies del género *Ctenoconularia* Sinclair, 1952



Figura 59. Distribución geográfica de las especies del género *Eoconularia* Sinclair, 1943

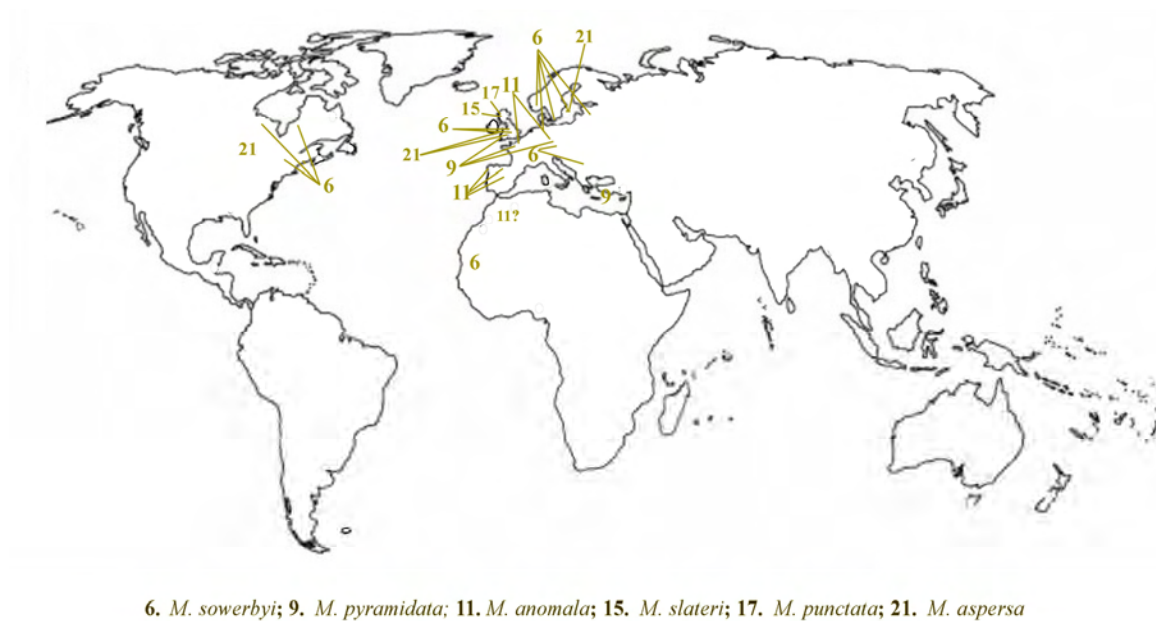


Figura 60. Distribución geográfica de las especies del género *Metaconularia* Foerste, 1928



Figura 61. Distribución geográfica de las especies del género *Notoconularia* Thomas, 1969

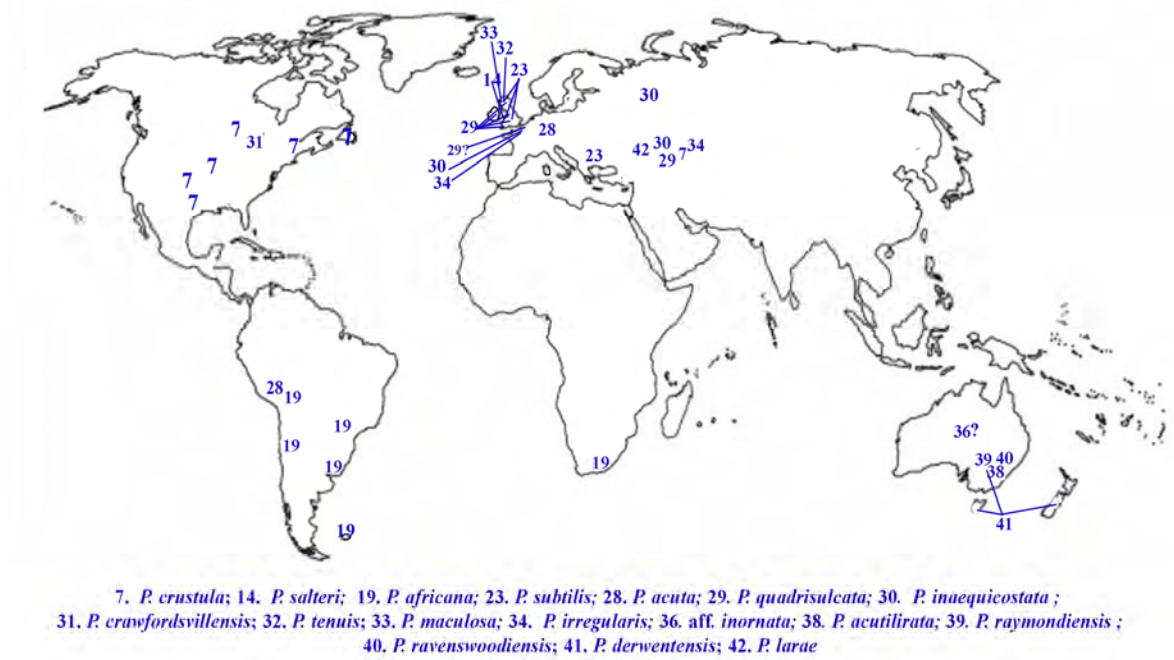


Figura 62. Distribución geográfica de las especies del género *Paraconularia* Sinclair, 1940

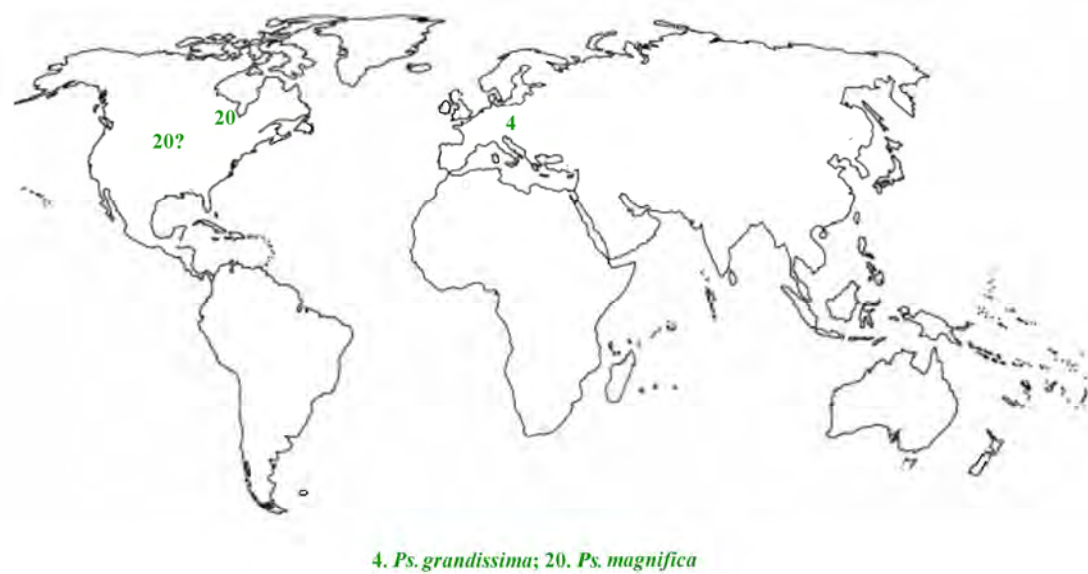


Figura 63. Distribución geográfica de las especies del género *Pseudoconularia* Bouček, 1939

Las 43 especies estudiadas en el NHM se distribuyen estratigráficamente desde el Ordovícico Inferior hasta el Triásico Superior, tal y como figura en la siguiente tabla (tabla 14). Para la elaboración de la misma, se han tenido en cuenta los registros del NHM, y las referencias bibliográficas y catálogos de otros museos que hacen reseña de dichas especies, procesados con Microsoft ACCESS.

PERÍODO	ÉPOCA	ESPECIES	
Triásico	Superior		199.6 ±0.6
	Medio		228.0 ±2.0
	Inferior		245.0 ±1.5
Permiano	Lopingiense		251.0 ±0.4
	Guadalupense		260.4 ±0.7
	Cisuraliense		270.6 ±0.7
Carbonífero	Superior		289.0 ±0.8
	Medio		306.5 ±1.0
	Inferior		311.7 ±1.1
	Superior		318.1 ±1.3
	Medio		326.4 ±1.6
	Inferior		345.3 ±2.1
Devónico	Superior		359.2 ±2.5
	Medio		385.3 ±2.6
	Inferior		397.5 ±2.7
Silúrico	Pridoli		416.0 ±2.8
	Ludlow		418.7 ±2.7
	Wenlock		422.9 ±2.5
	Llandovery		428.2 ±2.3
	Superior		443.7 ±1.5
Ordovícico	Medio		460.9 ±1.6
	Inferior		471.8 ±1.6
	Superior		488.3 ±1.7
Cambrieco	Superior		501.0 ±2.0
	Inferior		513.0 ±2.0
			542.0 ±1.0

Tabla 14. Distribución cronológica de las especies de conuláridos en la colección de The Natural History Museum de Londres

Gracias al estudio de esta colección se ha enriquecido el registro estratigráfico en regiones de Avalonia (Terranova, Inglaterra), Báltica (Estonia), Gondwana (Nueva Zelanda) y Laurencia (Belice, Escocia). Los géneros que se citan a continuación es la primera vez que se registran en determinadas regiones:

- *Conularia* Miller in Sowerby, 1821 (un único conulárido) en la Makal Series (Carbonífero-Pérmico) de Laurencia, en Belice. Es el primer registro de conulárido en Belice.
- *Ctenoconularia* Sinclair, 1952 que es la primera vez que se cita en el Ordovícico Superior de Escocia. Este género aparece en Girvan, Ayrshire. En el NHM hay un total de 18 ejemplares en esta época, pertenecientes a dos especies (*C. cunctata* y *C. hispida*), que aunque ya habían sido citadas en el Wenlock (Silúrico) de Herefordshire y Worcestershire (ambos en Inglaterra) por Slater (1907), nunca antes se habían relacionado en el Ordovícico Superior, ni en la región de Escocia.
- *Eoconularia* Sinclair, 1944 en el Ordovícico Medio de Laurencia, en Escocia.
- *Metaconularia* Foerste, 1928 en el Ordovícico Medio de Báltica, en lo que es hoy Estonia y en el Triásico Inferior de Inglaterra. Se registra por primera vez especímenes ordovícicos reelaborados en las Budleigh Salterton Pebble Beds (BSPB) del Triásico Inferior de Devonshire (Inglaterra).
- *Notoconularia* Thomas, 1969 en el Mississippense (Carbonífero) de lo que es hoy Terranova (Canadá) (no está representado en la figura 61 debido a que es una especie nueva no descrita) y en el Triásico Superior de Gondwana, en Nueva Zelanda.
- *Paraconularia* Sinclair, 1940 ha sido el otro género que ha completado su registro en el Ordovícico Superior de Ayrshire (Escocia) y Wenlock de Herefordshire (Inglaterra), donde antes no se habían citado.

Acorde a la distribución cronológica de las especies estudiadas en el NHM, los períodos más diversos son el Ordovícico, seguido del Silúrico y el Carbonífero, con 16 y 12 especies respectivamente; y los más abundantes son el Ordovícico y el Carbonífero, con 625 y 247 ejemplares respectivamente. Se puede observar una disminución de la diversidad en el Ordovícico Superior al mismo tiempo que surgen nuevas especies (*C. plicata*, *P. salteri*, *M. slateri* y *C. planiseptata*). Tan sólo seis de las especies que aparecen en el Ordovícico siguen registrándose en el Silúrico. La disminución de la diversidad del Ordovícico Superior ocurre al mismo tiempo que una fuerte reducción de la abundancia (60% en la mayoría de los paleocontinentes), probablemente debida a la glaciación del Hirnantense. En el Silúrico la diversidad se recupera paulatinamente, al principio del Llandovery, del Wenlock y del Ludlow, para volver a disminuir en el Devónico, haciendo de este último período uno de los menos diversos del Paleozoico, en cuanto a conuláridos se refiere. Dentro del Devónico la abundancia se reduce consecutivamente del Devónico Inferior al Superior. Disminución probablemente provocada por el afianzamiento de los tiburones (cladodontos) (Babcock *et al.*, 1987a) y por la

extinción del límite Frasnense-Fameniense. En el Carbonífero hay un resurgimiento en el Mississippense Inferior y Medio con especies que desaparecen mayoritariamente antes del Pennsylvaniense, y la abundancia sufre un incremento de más del 78%. Este período está marcado por dos extinciones consecutivas, la de la mitad del Carbonífero y la del Carbonífero Superior. En el límite Carbonífero-Pérmico y a lo largo del Pérmico aparecerán ocho nuevas especies que se extinguirán en el Pérmico.

Si se tiene en cuenta los registros de los géneros de conuláridos (tabla 4) procesados con Microsoft ACCESS se observa que la mayor diversidad aparece en el Ordovícico y el Devónico, y el período más abundante es el Silúrico. Esta diferencia en la diversidad, entre el estudio de las especies y los géneros, es debido al sesgo de taxones chinos que hay en la colección del NHM. En el caso de la abundancia, es el Silúrico el período más abundante. Esto se debe, como fue comentado en *Las colecciones de conuláridos en el mundo*, al registro de los ejemplares estudiados por Jerre (1993) sobre el Silúrico de Gotland (Suecia), con el 91,44% de todos los ejemplares contabilizados en el Silúrico. Si no se tienen en cuenta los ejemplares de Gotland, el período más abundante es el Ordovícico con 2727 ejemplares.

11.2- Tendencias temporales de la morfología

Se ha estudiado la morfología de los diferentes taxones de conuláridos del NHM (y de algunos otros que han servido de apoyo) teniendo en cuenta el desarrollo de sus caracteres a lo largo de los tiempos geológicos. Se ha analizado el desarrollo de los septos, el engrosamiento del exoesqueleto, el tamaño de los exoesqueletos, la forma de la línea media y la arista, el ángulo apical, la forma y tipo de conexión las costillas transversales y la forma de las terminaciones aberturales.

En los ejemplares del NHM se han estudiado los septos en algunas secciones transversales de exoesqueletos y a través de ejemplares aplastados en los que dejan su impronta en el exterior del exoesqueleto. Se ha observado un reforzamiento de los mismos desde las especies más antiguas a las más modernas. Así, las primeras formas en las que se ha podido observar los septos son las ordovícicas *Metaconularia slateri* (Reed, 1933), *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893) y *Archaeoconularia coronata* (Slater, 1907) con débiles estructuras septales que son reflejadas a través de la tenuidad de sus exoesqueletos. Posteriormente, en el Silúrico los septos siguen engrosándose como se puede observar en los ejemplares de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884). Tendencia que siguen las formas devónicas tales como *Conularia undulata* Conrad, 1841, *Conularia albertensis* Reed, 1925 y *Paraconularia ulrichiana* (Clarke, 1913) y las carboníferas *Paraconularia crustula* (White, 1880), *Paraconularia maculosa* (Slater, 1907) y *Paraconularia tenuis* (Slater, 1907).

En el caso del espesor del exoesqueleto, tanto en las especies estudiadas en esta obra, como en otras que no lo han sido, pero que sí figuran en esta colección, se observa un incremento sucesivo. Se puede observar desde las especies ordovícicas *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867) y *Archaeoconularia insignis* (Barrande, 1867) hasta la devónica

Mesoconularia fragilis (Barrande, 1867) un incremento desde 0,25-0,5 milímetros hasta 0,8-1 milímetro de espesor respectivamente. Si es tomada en cuenta la especie ediacárica *Vendoconularia triradiata* Ivantsov & Fedonkin, 2002 (no estudiada en el NHM), con 0,03-0,05 milímetros de espesor, se corrobora de una forma categórica el sucesivo incremento en el espesor del exoesqueleto, desde los primeros a los últimos representantes del grupo. Una consecuencia directa del engrosamiento del exoesqueleto en las formas del Paleozoico superior es la menor impresión en la superficie externa de los ejemplares aplastados.

Seguramente el reforzamiento de los septos y el exoesqueleto esté relacionado con la adaptación al medio, teniendo que ver por una parte con las latitudes en las que vivieron estos organismos y, por otra, con la aparición de los durófagos, que atacaron implacablemente a los conuláridos desde el Silúrico (Babcock *et al.*, 1987a).

Estudiamos ahora el tamaño de los ejemplares del NHM. Hay especies ordovícicas de *Archaeoconularia* Bouček, 1939 y *Metaconularia* Foerste, 1928 que tienen longitudes de hasta 200 y 500 milímetros; otras silúricas y devónicas de *Ctenoconularia* Sinclair, 1952 y *Holoconularia* Hergarten, 1985 con 100 milímetros; y posteriormente, en el Carbonífero, Pérmico y Triásico, está *Notoconularia* Thomas, 1969 con casi 400 milímetros, con lo que se vuelve a incrementar el tamaño. Es decir, no parece haber una relación directa entre el tamaño y la historia evolutiva del grupo. El aumento o disminución en el tamaño de los exoesqueletos tiene que deberse a factores como la adaptación concreta al medio. Observemos que el género *Notoconularia* Thomas, 1969 aparece en la región australiana de Gondwana y en Laurencia, y sus registros proceden de regiones templadas y frías en el Carbonífero y Pérmico, y en regiones más frías en el Triásico. Esta distribución geográfica puede ser consecuencia de una adaptación de las formas de mayores dimensiones a las latitudes más frías del globo, al menos en este género.

Otros aspectos estudiados son la forma de la línea media (surco o cresta), la de la arista (surcada con flancos en cresta o romos) y la torsión del exoesqueleto, para las que no parece observarse ninguna tendencia evolutiva. Así, hay ejemplares contemporáneos que pueden tener la línea media en cresta o en surco, al igual que ocurre con las líneas secundarias y accesorias, o arista surcada con flancos en cresta o romos. Respecto a la torsión del exoesqueleto, se ha podido observar tanto en ejemplares del Devónico Inferior (*Paraconularia africana* [Sharpe, 1856]) como del Carbonífero al Pérmico (*Notoconularia inornata* [Dana, 1849]). Seguramente, este último carácter está vinculado al gran tamaño de los ejemplares y su dificultad en mantenerse rectos, al contrario que los de menores dimensiones.

Se pueden citar otros caracteres que tampoco tienen una tendencia evolutiva clara, como son: (1) el ángulo apical, que depende directamente de la forma y ésta, a su vez, posiblemente de la adaptación al medio; (2) las costillas transversales, que pueden tener la misma forma y tipo de conexión en especies muy alejadas en el tiempo; (3) la abertura, que en el caso de la menos común (con terminaciones aberturales lobuladas) aparece tanto en el Ordovícico Inferior (*Archaeoconularia homfrayi* [Salter, 1866]) como en el Devónico (*Paraconularia africana* [Sharpe, 1856]) y Carbonífero (*Paraconularia quadrisulcata* [Sowerby, 1821], *Paraconularia tenuis* [Slater, 1907]), tratándose tan sólo de una diferencia específica.



12- Conclusiones

12- Conclusiones

Después de la revisión llevada a cabo sobre la colección de conuláridos de *The Natural History Museum* de Londres, con 1.131 ejemplares, y del estudio de más de dos mil referencias bibliográficas, se desprenden una serie de conclusiones generales, además de las relativas a la sistemática del grupo, evolución morfológica, y bioestratigrafía.

12.1- Generales

1. Se ha ampliado la revisión de la terminología en español y se han puesto sus equivalentes en seis idiomas más (inglés, francés, alemán, sueco, checo y portugués).
2. Se han estudiado todas las afinidades biológicas propuestas que comparan a los conuláridos con moluscos, “gusanos” (poliquetos), cordados y cnidarios, y dentro de éstos con los escifozoos. Por primera vez se ha contrastado a los conuláridos con el bien estudiado (Morandini & Jarms, 2005) escifozoo coronado *Atorella* Vanhöffen, 1902. Se ha rebatido la hipótesis de considerarlos un filo independiente. Además hemos modificado la reconstrucción de un conulárido en vida realizada originalmente por Kiderlen (1937), con la inclusión del tallo; y hemos interpretado gráficamente, la cavidad interna de los conuláridos considerándolos escifozoos.
3. Se ha revisado la historia de su investigación desde la primera publicación en la que se figuraba un conulárido (aunque sin denominarlo como tal) en 1793 por David Ure hasta nuestros días, reconociendo distintas etapas.
4. Se ha comparado museológicamente la colección del NHM con 33 de los museos más importantes por sus colecciones de invertebrados, desde el punto de vista de abundancia, diversidad, distribución geográfica y estratigráfica, y abundancia en material tipo.
5. Se ha estudiado la colección desde un punto de vista histórico y museístico, además de estudiar su distribución geográfica y estratigráfica.
6. Se ha realizado el listado de la colección con las denominaciones genéricas actualizadas y con 753 ejemplares determinados.
7. Se ha llevado a cabo un análisis filogenético que relaciona los géneros presentes en el NHM con *Sphenothallus* Hall, 1847, y se ha concluido que *Conularia* es el grupo hermano de *Ctenoconularia* y *Mesoconularia*. Asimismo, se ha mostrado el buen soporte del clado (((*Conularia*, (*Ctenoconularia*, *Mesoconularia*)), *Pseudoconularia*), *Notoconularia*), *Climacoconus*) con nueve sinapomorfías en común.

12.2- Sobre la sistemática del grupo

1. Se ha designado una nueva especie tipo para el género *Conularia* Miller in Sowerby, 1821: *Conularia niagarensis* Hall, 1852. La especie que estaba asignada como especie tipo, *Conularia quadrisulcata* Sowerby, 1821, ha sido escindida en tres especies, pertenecientes a dos géneros distintos: *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845), *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) y *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).
2. Se han descrito cinco especies nuevas pertenecientes a tres géneros distintos. Estas especies son: *Conularia forbesi* sp. nov.; *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov.; *Paraconularia laeae* sp. nov.; *Paraconularia ravenswoodensis* sp. nov. y *Paraconularia raymondiensis* sp. nov.
3. Se han asignado nueve lectotipos entre los sintipos de *Conularia fecunda* Barrande, 1867; *Conularia destinezi* Moreels, 1888; *Conularia planiseptata* Slater, 1907; *Conularia plicata* Slater, 1907; *Conularia punctata* Slater, 1907; *Conularia acuta* Roemer, 1843; *Conularia acutilirata* Fletcher, 1938; *Conularia tenuis* var. *maculosa* Slater, 1907; y *Conularia grandissima* Barrande, 1867.
4. Se han designado 10 neotipos, pertenecientes a las siguientes especies: *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866); *Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875); *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930; *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842; *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832); *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845); *Paraconularia crawfordsvillianus* (Owen, 1862); *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1844); *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821) y *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).
5. Se considera a *Metaconularia manni* (Roy, 1935) sinónimo más reciente de la especie de *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884) y *Conularia rugulosa* Barrande, 1867 de *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867).
6. Se discuten y actualizan taxonómicamente las 43 especies estudiadas del NHM gracias a las observaciones hechas sobre los ejemplares, que en muchas ocasiones han sido material tipo.
7. Se ha propuesto una clasificación sistemática de la Familia Conulariidae Walcott, 1886 (tabla 12, p. 195).

12.3- Sobre las tendencias temporales de la morfología

1. Se ha detectado un reforzamiento de los septos sobre todo a partir del Ordovícico y un progresivo engrosamiento del exoesqueleto, más de un quintuplo del Ediacárico al Ordovícico, y casi el doble del Ordovícico al Devónico.
2. Se ha constatado que no hay una relación directa del tamaño del exoesqueleto con la historia evolutiva del grupo. Seguramente el tamaño se deba a adaptación al medio.
3. Se ha observado que la forma de la línea media, la arista y la torsión del exoesqueleto son independientes del desarrollo evolutivo del grupo. Seguramente, la torsión tiene que ver con el tamaño del individuo y las corrientes marinas: a mayor longitud, mayor inestabilidad (dificultad de mantenerse erguido), y por tanto mayor torsión.

12.4- Bioestratigrafía

Se ha constatado que:

1. Los conuláridos presentan su mayor diversidad específica durante el Ordovícico seguido del Silúrico y el Carbonífero, mientras que su máxima abundancia se dio fundamentalmente en el Ordovícico.
2. Al final del Ordovícico hay una fuerte reducción en abundancia (60% en la mayoría de los paleocontinentes) y diversidad, probablemente debida a la glaciación del Hirnantense.
3. En el Silúrico hay un resurgimiento paulatino de la diversidad, y la abundancia se incrementa sucesivamente del Silúrico al Carbonífero, haciendo de este último período el segundo más abundante en las colecciones del NHM.
4. En el Devónico vuelve a disminuir la diversidad, siendo uno de los períodos menos diversos del Paleozoico, y su abundancia se reduce consecutivamente del Devónico Inferior al Superior, probablemente influido por el afianzamiento de los durófagos y extinción del límite Frasnense-Fameniense.
5. La extinción del Pérmico-Triásico acabó con el 55% de los géneros de Conuláridos, reduciendo su abundancia en un 91%.

6. Existen ejemplares de conuláridos ordovícicos de Gondwana reelaborados en el Triásico Inferior en Devonshire (SO Inglaterra), testificando la unión de Avalonia y Gondwana posterior al Carbonífero. Aparecen en la capa de areniscas Budleigh Salterton Pebble Beds (BSPB).
7. El registro estratigráfico se ha enriquecido con géneros que no habían aparecido en determinadas formaciones en Avalonia o Laurencia (*Notoconularia* Thomas, 1969; *Ctenoconularia* Sinclair, 1952; y *Paraconularia* Sinclair, 1940), o en algunos paleocontinentes, o mismamente determinadas regiones de estos antiguos continentes.



13- Referencias bibliográficas

13- Referencias bibliográficas

13- Referencias bibliográficas

- Abel, O. 1909. *Bau und Geschichte der Erde*. Wien, Leipzig, vii + 220 pp., 2 pls.
- Abbott, R. T. & Dance, S.P. 2000. *Compendium of Seashells*. Odyssey Publishing, El Cajon, CA 92020, 411 pp.
- Agassiz, L. 1847. *An introduction to the study of Natural History*. In a series of lectures delivered in the Hall of the College of Physicians and Surgeons, New York, 58 pp.
- Ahlfeld, E. & Branisa, L. 1960. *Geología de Bolivia*. Instituto Boliviano del Petróleo, La Paz, 245 pp.
- Álvaro, J., Lefebvre, B. & Vizcaíno, D. 2001. Catalogue of the fossil species defined in the Lower Paleozoic of the southern Montagne Noire. *Annales de la Société géologique du Nord* [2], **8**, 227-232.
- Archiac, E.D. & Verneuil, E. de. 1842. On the fossils of the older deposits of the Renish provinces, preceded by a general survey of the fauna of the Paleozoic rocks, and the followed by a tabular list of the organic remains of the Devonian System in Europe. *Transactions of the geological Society of London* [2], **6** (2), 303-410, pls. 25-37.
- Argéliez, M. 1856. Lettre á E. de Beaumont. *Bulletin Society géologique de France* [2], **13**, 186-188.
- Babcock, L.E. 1985a. A new Ordovician conulariid from Oklahoma? *Oklahoma Geology Notes*, **45**, 66-70.
- Babcock, L.E. 1985b. Hard and soft part morphology of selected Devonian and Mississippian conulariids from the Eastern United States. In: Berg, J.H., (chairperson), *The Geological Society of America, North-Central Section, 19th annual meeting. Abstracts with Programs* - Geological Society of America, Boulder, Colorado, **17** (5), 278.
- Babcock, L.E. 1985c. Mahantago conulariid considered a hyolithid. *Pennsylvania Geology*, **16** (3), 14-16.
- Babcock, L.E. 1986. *Devonian and Mississippian conulariids of North America*. Master's, Kent State University, Kent, Ohio, Thesis, 279 pp. (Inédito).
- Babcock, L.E. 1988. New Permian conulariids from Devon Island, Canada. *Journal of Paleontology*, **62** (4), 615-617.
- Babcock, L.E. 1990. Conulariid pearls. In: Boucot, A.J (ed.): *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*, Elsevier Science Press, Amsterdam, 68-71.
- Babcock, L.E. 1991a. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology*, **34** (4), 939-954.

- Babcock, L.E. 1991b. The enigma of conulariid affinities. In: Simonetta, A. M. & Conway Morris, S., (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*, Cambridge University Press, Cambridge, New York, 133-143.
- Babcock, L.E. 1993. Exceptionally preserved conulariids from the Conularienschichten, fossil-Lagerstätten in the Devonian of Bolivia. In Suárez Soruco, Ramiro, editor: *Fósiles y facies de Bolivia. Invertebrados y paleobotánica*, **2**. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, **13/14** (1/4), 77-91.
- Babcock, L.E. 1996. Phylum Conulariida. In: Feldmann, R.M & Hackathorn, M. (eds.), *Fossils of Ohio*, Ohio Division of Geological Survey, Bulletin, **70**, 66-69.
- Babcock, L.E. & Feldmann, R.M. 1984. Mysterious fossils. *Earth Sciences*, **37** (3), 16-17.
- Babcock, L.E. & Feldmann, R.M. 1986a. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part A. General description and *Conularia*. *Annals of Carnegie Museum*, **55**, 349-410.
- Babcock, L.E. & Feldmann, R.M. 1986b. Devonian and Mississippian conulariids of North America. Part B. *Paraconularia*, *Reticulaconularia*, new genus, and organisms rejected from Conulariida. *Annals of Carnegie Museum*, **55**, 411-479.
- Babcock, L.E. & Feldmann, R.M. 1986c. The Phylum Conulariida. In: Hoffman, A. & Nitecki, M.H., (eds.), *Problematic Fossil Taxa*. Oxford University Press, New York, Oxford, 135-147.
- Babcock, L.E., Feldmann, R.M. & Wilson, M.T. 1987a. Teratology and pathology of some Paleozoic conulariids. *Lethaia*, **20** (2), 93-105.
- Babcock, L.E., Feldmann, R.M., Wilson, M.T. & Suárez-Riglos, M. 1987b. Devonian conulariids of Bolivia. *National Geographic Research*, **3** (2), 210-231.
- Babcock, L.E., Feldmann, R.M., Wilson, M.T. & Suárez-Riglos, M. 1987c. *Conulariids (Phylum Conulariida) from the Devonian of Bolivia*. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, **1**, 201-215.
- Babcock, L.E., Gray, J., Boucot, A.J., Himes, G.T. & Siegele, P.K. 1990. First Silurian conulariids from Paraguay. *Journal of Paleontology*, **64** (6), 897-902.
- Barrande, J. 1854. Beobachtungen über die Kruster, Flossenfüßer und Kopffüßer des böhmischen Silurgebirges. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1854**, p. 2.
- Barrande, J. 1855a. Über die Ausfüllung des Siphons gewisser paläozoischer Cephalopoden auf organischem Wege. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1855**, 385-410, pl. 6.
- Barrande, J. 1855b. Note sur le remplissage organique du siphon dans certains céphalopodes paléozoïques. *Bulletin de la Société géologique de France* [2], **12**, 441-488.
- Barrande, J. 1856. Parallèle entre les dépôts Siluriens de Bohême et de Scandinavie. *Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften*, [V], **9** (5), 67 pp.

- Barrande, J. 1863. Beobachtungen über die Kruster, Flossenfüsser und Kopffüsser des böhmischen Silurgebirges. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, Jahrgang*, **1854** (2), 1-14, pl. 1.
- Barrande, J. 1867. *Système Silurien du Centre de la Bohême*. 1ère. Partie Recherches Paléontologiques, *Classe des Mollusques. Ordre des Ptéropodes*. Barrande, J., (éd.), Prague, Paris, **3** (1), I-XV + 1-54 + 140-161, 16 pls.
- Barrois, C. 1891. Mémoire sur la Faune du Grés armoricain. *Annales de la Société géologique du Nord*, **19** (3/4), 134-237.
- Bartels, C., Briggs, D.E.G. & Brasel, G. 1998. *The fossils of the Hunsrück Shale-marine life in the Devonian*. Cambridge University Press, Cambridge, XIV + 309 pp.
- Bassler, R.S. 1919. Systematic paleontology of the Cambrian and Ordovician deposits of Maryland. In: *Report of Cambrian and Ordovician Formations of Maryland*, Maryland Geological Survey, 18-373, pls. 24-58.
- Bather, F. A. 1888. Shell-growth in Cephalopoda (Siphonopoda). *Annals and Magazine of Natural History*, **6** (1), 298-310.
- Benedetto, J.L. & Herrera, Z.A. 1987. Primer hallazgo de braquiópodos y trilobites en la Formación Trapiche (Ordovícico tardío), Precordillera Argentina. In: *Décimo Congreso Geológico Argentino, San Miguel de Tucumán*, **3**, 73-76.
- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Paleontology*, **31** (1), 223-227.
- Bernard, F. 1895. *Eléments de paléontologie*. Baillière, J.B. & Fils libraire, Paris, 518-520.
- Beuf, S., Biju-Duval, B., de Charpal, O., Rognon, P., Gariel, O. & Bennacef, A. 1971. Les grès du Paleozoïque Inférieur au Sahara-Sédimentation et discontinuités, évolution structurale d'un craton. *Institut Français Pétrole, Science et Technique du Pétrole*, **18**, 1-464.
- Bigot, A. 1907a. Réunion extraordinaire de la Société géologique de France en Basse Normandie. *Bulletin Société géologique de France [4]*, **4** (7), 964 pp.
- Bigot, A. 1907b. Esquisse géologique de la Basse-Normandie. *Bulletin du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Caen*, **6**, 125 pp., 44 pls.
- Bischoff, G.C.O. 1973. On the nature of conodont animal. *Geologica and Palaeontologica*, **7**, 147-174, 6 pls.
- Bischoff, G.C.O. 1978. Internal structures of conulariid tests and their functional significance, with special reference to Circoconulariina n. suborder (Cnidaria, Scyphozoa). *Senckenbergiana lethaea*, **59** (4/6), 275-327.
- Blainville, H.M.D.de. 1814. Memoire sur la classification methodique des animaux mollusques, et etablisement d'une nouvelle consideration pour y parvenir. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris*, pp. 175-180.
- Blainville, H.M.D. de. 1816. Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris*, **8**, p. 105-112, +121-124.

- Blainville, H.M.D. de. 1824. Mollusques. In: Levrault, F. G. (ed.), *Dictionnaire des sciences naturelles*. Strasbourg y Paris, **32**, pp. 1-392.
- Blainville, H.M.D. de. 1828. Vers. In : *Dictionnaire des Sciences naturelles*, 57. Levrault, F.G. & Le Normant (eds.), Paris, Strasbourg, 365-625.
- Bodenbender, B.E., Wilson, M.A. & Palmer, T.J. 1989. Paleocology of *Sphenothallus* on an Upper Ordovician hardground. *Lethaia*, **22**, 217-225.
- Bouček, B. 1928. Revise českých paleozoických Konularii (Revision des conulaires Paléozoïques de la Bohême). *Nakladem České Akademie Ved a Umení [2], Palaeontographica Bohemiae*, **11**, 108 pp., 7 pls.
- Bouček, B. 1939. Conularida. In: Schindewolf, O.H. (ed.), *Handbuch der Paläozoologie*. Verlag von Gerbruder Borntraeger, Berlin, **2A** (5), A113-A131.
- Bouček, B. & Ulrich, F. 1929. Étude sur la coquille du genre *Conularia* Miller. (O skorápce rodu *Conularia* Miller). *Státního geologického Ústavu Československé Republiky, Vestník*, **5** (2/3), 1-25, pl. 1-2.
- Brabcová, Z. 1999. Ordovician conulariids of the Prague Basin (Czech Republic). *Acta Universitatis Carolinae-Geologica*, **43** (1/2), 433-435.
- Brabcová, Z. 2003. Morphology of conulariid exoskeletons. In: Abstrakty prezentaci studentů doktorského studia geologických věd na PřFUK. *Geologických věd na PřFUK*, **15**, p. 4.
- Brabcová, Z. & Kraft, P. 2001. Morphological changes of conulariid exoskeletons (Lower Palaeozoic, Prague Basin, Bohemia). In: Alvaro, J.J., Servais, T., (coord.), *Early Palaeozoic Palaeogeographies and Biogeographies of Western Europe and North Africa*. Abstracts, Université des Sciences et Technologies de Lille, Villeneuve d'Ascq, p. 11.
- Brabcová, Z. & Kraft, P. 2003. Study of conulariid and related phosphatic conical exoskeletons from the Prague Basin (Czech Republic). In: G.L., Beresi, M.S. & Peralta, S.H. (eds.), *Ordovician from the Andes*. Albanesi, Univ. Nacional de Tucumán. Instituto de Correlación Geológica (INSUGEO), Serie Correlación Geológica, **17**, 263-266.
- Branisa, L. 1960. Devonian conulariids of Bolivia. In: Ahfeld, F. & Branisa, L., *Geología de Bolivia*, Instituto Boliviano del Petróleo, La Paz, 245 pp., 1 pl.
- Branisa, L. 1965. Los fósiles guías de Bolivia. I. Paleozoico. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*, **6**, 282 pp.
- Bremer, K., 1990. Combinable component consensus. *Cladistics*, **6**, 369-372.
- British Museum (Natural History). 1904-1912. *The history of the collections contained in the Natural History departments of the British Museum*. British Museum, London, **1**, 462 pp.
- Brusca, R.C. & G.J. Brusca. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, 922 pp.
- Buchsbaum, R. 1948. *Animals without backbones*. University of Chicago Press, (Chicago), 405 pp.

- Caputo, M. V. & Crowell, J. C. 1985. Migration of glacial centers across Gondwana during Paleozoic Era. *Bulletin Geological Society America*, **96**, 1020-1036.
- Caster, K.E. 1957. Problematica. In: Ladd, H.S. (ed.), *Treatise on Marine Ecology and Paleocology, Memoir of the Geological Society of America*, Baltimore, Maryland, **2** (67), 1025-1032.
- Cecioni, R.R. 1982. *El Devónico Inferior de la Formación Lila, Región de Antofagasta. Chile*. Actas III Congreso Geológico Chileno, Concepción, **F**, 160-178.
- Chapman, D.M. 1966. Evolution of the Scyphistoma. In: Rees, W.J. (ed.), *The Cnidaria and Their Evolution: proceedings of a Symposium held at the Zoological Society of London on 3 and 4 march 1965*, Academic Press, London, New York, **16**, 51-75.
- Chapman, D.M. & Wener, B. 1972. Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **23**, 393-421.
- Clark, H. 1863. *Catalogue of Halticidae: being a continuation of the British Museum Catalogue*. London, 10 pp.
- Clarke, J.M. 1907. Some new Devonian fossils. *Bulletin of the New York State Museum, [Geology]*, **107** (12), 153-291.
- Clarke, J.M. 1908. Early Devonian history of New York and Eastern North America. P.I. *New York State Museum, 60th Annual report 1906*, **9** (1), p. 144.
- Clarke, J.M. 1909. Early Devonian history of New York and Eastern North America. P.II. *New York State Museum, 62nd Annual report 1908*, **9** (2), 366 pp.
- Clarke, J.M. 1913. Illustrations of the Devonian fossils of Southern Brazil and the Falkland Islands. *Bulletin of the New York State Museum*, **164** (*Bulletin of the University of the State of New York*, **538**), 140-210.
- Clarkson, E.N.K. 1979. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. Allen & Unwin, London, x + 323 pp.
- Comte, P. 1937. Les grès rouges de San Pedro (León, Espagne). *Annales Société Géologique du Nord (Lille)*, **62**, 60-68.
- Conrad, T.A. 1841. Fifth annual report on the Palaeontology of the State of New York. *State of New York, Assembly Paper*, **150**, 25-57.
- Conway Morris, S., 1993. The fossil record and early evolution of the Metazoa. *Nature*, **361**, 219-225.
- Conway Morris, S. & Chen, M. 1992. Carinacitiids, hexangulaconulariids, and *Punctatus*: problematic metazoans from the Early Cambrian of South China. *Journal of Paleontology*, **66** (3), 384-406.

- Cox, R.S. & Van Iten, H.T. 1991. Phylogenetic relationships of Paleozoic thecate cnidarians. In: anonymous (ed.), *Geological Society of America, 1991 annual meeting*, Abstracts with Programms – Geological Society of America, **23** (5), p. 280.
- Cox, R.S., Van Iten, H.T. & Mapes, R.H. 1986. The problematic *Sphenothallus*: annelid or cnidarian? *Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **18**, p. 573.
- Credner, C. H. 1897. *Elemente der Geologie*. Wilhem Engelman, Leipzig, 797 pp.
- D'Orbigny, A. 1850. *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés faisant suite au cours lmentaire de palaontologie et de geologie stratigraphique*. Masson, V. (éd.), Paris, **1**, IX + 394 pp.
- Dana, J.D. 1849. *Geology. United States Exploring Expedition During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the Command of Charles Wilkes, U.S.N.* Sherman, Philadelphia, **10**, 756 pp., 21 pls.
- Dana, J. D. 1863. *Manual of Geology: Treating of the principles of the science with special reference to American geological history, for the use of colleges, academies, and schools of science*. Theodore Bliss and Co., (1st ed.), Philadelphia, 798 pp.
- Dana, J. D. 1875. *Corals and Coral Islands*. London, xx + 348 pp.
- Dana, J. D. 1879. *Corals and Coral Islands*. London, 406 pp.
- Dawydoff, C. 1948. Classe des Ptérobranches. In *Grassé, P.-P., editor: Traité de Zoologie, Masson & Cie, (Paris)*, **11**, 454-489.
- De Koninck, L.G. 1842-1844a. *Description des animaux fossiles, qui se trouvent dans le terrain carbonifère de Belgique*. Liège, Paris, Bonn, **1**, iv + 650 pp.
- De Koninck, L.G. 1842-1844b. *Description des animaux fossiles, qui se trouvent dans le terrain carbonifère de Belgique*. Liège, Paris, Bonn, **2**, 55 pls.
- De Koninck, L.G. 1883. Faune du calcaire carbonifère de la Belgique. 4. Gastéropodes (suite et fin). *Annals du Museum Royal Historique Natural Belgium*, **8**, 240 pp., 54 pls.
- Dean, W. T. 1972. The trilobite genus *Holasaphus* MATTHEW, 1895 in the Middle Cambrian rocks of Nova Scotia and eastern Turkey. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **9**, 266-279.
- Dean, W.T. 1975. Cambrian and Ordovician correlation and trilobite distribution in Turkey. *Fossils and Strata*, **5**, 353-373.
- Dean, W.T. 1980. *The Ordovician System in the near and middle East. Correlation Chart and Explanatory Notes*. International Union of Geological Sciences, Reuben, J.Ross Jr., Chairman, Stig M. Bergstrom, Secretary, (eds.), **2**, 1-20.
- Defrance, M.J.L. 1828. *Vaginella*. (Foss.). In: *Dictionnaire des Sciences naturelles*, 56, p. 427.
- Delgado, J.F.N. 1897. *Fauna Silurica de Portugal: novas obsevação ácerca de Lichas (Uralichas) Ribeiroi*. Direcção dos trabalhos geologicos de Portugal, Academia Real das Sciencias, Lisboa, 34 pp., 4 pls.

- Delgado, J.F.N. 1908. *Système Silurique du Portugal. Étude de Stratigraphie Paléontologique*. Commission du Service géologique du Portugal, Lisbonne, 247 pp., 8 pls.
- Deslongchamps, J.A.E. 1825. Mémoire sur les corps organisés fossiles du grès intermédiaire du Mai (Calvados). *Mémoire de la Société linnéenne de Calvados*, 290-317, 20 pls.
- Deslongchamps, J.A.E. 1832. Mémoire sur les corps organisés fossiles du grès intermédiaire de Mai (Calvados). *Mémoire de la Société linnéenne de Calvados*, XXX.
- Destombes, J. 1983a. *Notice explicative (Cambrien moyen, Ordovicien, base du Silurien) de la Carte géologique du Maroc au 200000è de l'Anti-Atlas marocain. Chapitre A: Feuilles Zagora-Coude du Dra-Hamada du Dra*. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 48 pp. (inédito).
- Destombes, J. 1983b. *Notice explicative (Ordovicien, base du Silurien) de la Carte géologique du Maroc au 200000è de l'Anti-Atlas marocain. Chapitre B: Feuilles Bou-Haiara-Zegdou-Hassi-Chamba*. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 24 pp. (inédito).
- Destombes, J. 1983c. *Notice explicative (Cambrien moyen, Ordovicien, base du Silurien) de la Carte géologique du Maroc au 200000è de l'Anti-Atlas marocain. Chapitre C: Feuilles Dadès-Saghrho*. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 36 pp. (inédito).
- Destombes, J. 1985. *Notice explicative (Cambrien moyen, Ordovicien, base du Silurien) de la Carte géologique du Maroc au 200000è de l'Anti-Atlas marocain. Chapitre D: Feuilles Todhra-Maïder*. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 90 pp. (inédito).
- Destombes, J. 1987. *Notice explicative (Cambrien moyen, Ordovicien, base du Silurien) de la Carte géologique du Maroc au 200000è de l'Anti-Atlas marocain. Chapitre E: Feuilles Tafilalt-Taouz*. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 87 pp. (inédito).
- Destombes, J. 1988. *Notzice explicative (Cambrien moyen, Cambrien supérieur, Ordovicien, base du Silurien) de la Carte géologique du Maroc au 200000è de l'Anti-Atlas marocain. Chapitre F: Feuilles Teloued Sud, Ouarzazate, Alougoum, Agadir-Tissint*. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 34 pp. (inédito).
- Destombes, J. 2001. *Notice explicative (Ordovicien-base du Silurien) de la Carte géologique au 200 000é du flanc sud de l'Anti-Atlas occidental et des plaines du Dra (Maroc. Chapitre H: Feuille Foug El Hassane-Assa*. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 40 pp. (inédito).
- Destombes, J. 2002. *Notice explicative (Cambrien moyen, Ordovicien, base du Silurien) de la Carte géologique au 200 000é de la "terminaison occidentale de l'Anti-Atlas. Région de Goulimine et du Dra inférieur" et de la Carte géologique au 100 000é: Fask (Anti-Atlas occidental, Maroc. Chapitre I: Feuille Goulimine - Dra inférieur au 200 000é. Feuille Fask*

- au 100 000^o. Rapport interne du Service de la Carte géologique du Maroc, Rabat, 43 pp. (inédito).
- Diéguez, C. & Montero, A. 1997. La colección de invertebrados fósiles del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). *Graellsia*, **53**, 31-35.
- Diener, C. 1915. The Anthracolithic Faunæ of Kashmir, Kanaur and Spiti. *Mémoire Géologique Survey Paleontologica Indica*, **5** (2), 135 pp., 11 pls.
- Dimichele, W.A., Pfefferkorn, H.W & Gastaldo, R.A. 2001. Response of Late Carboniferous and Early Permian Plant Communities to Climate Change. *Annual Review of Earth And Planetary Sciences*, **29**, 461-487.
- Ding, Baoliang & Hanmin, Li. 1984. Conularids from the Early Carboniferous of Nanjing, Jiangsu Province. *Bulletin of the Nanjing Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences* (= *Nan-Ching Ti Chih K'uang Ch'an Yen Chiu So So K'an*), **5** (3), 99-106.
- Douglas, J.A. 1920. Geological sections through the Andes of Peru and Bolivia: II. From the Port of Mollendo to the Inambari River. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **76**, pt. 1 (301), 1-61.
- Driscoll, E.G. 1963. *Paraconularia newberryi* (Winchell) and other lower Mississippian conulariids from Michigan, Ohio, Indiana, and Iowa. *Contributions from Museum of Paleontology the University of Michigan*, **13** (3), 33-46.
- Drygant, D.M. 1971. Finding of the fragments of Conulariæ from the Ordovician of the Volyn and the Silurian of Podolia. *Paleontologicheskii Sbornik*, **8** (1), 19-22. (En ruso).
- Durham, J.W. 1978. The probable metazoan biota of the Precambrian as indicated by the subsequent record. *Annual Review of the Earth and Planetary Sciences*, **6**, 21-42.
- Eastman, C.R. 1913. *Text-book of Paleontology* (adapted from the German of Karl A. von Zittel). MacMillan and Co., (2nd ed.), London, **1**. 839 pp.
- Eichwald, C.E. de. 1840. Über das silurische Schichtensystems in Esthland. *Zeitschrift für Natur- und Heilkunde der K. Medicinisch-chirurgische Akademik St. Petesburg*, **1-2**, 210 pp.
- Eichwald, C.E. von. 1860. *Lethæa Rossica ou Paléontologie de la Russie*. Tome I, *L'Ancienne periode*. Schweizerbart: Stuttgart, **1** (2), 681-1657.
- Elles, G.L. 1940. The stratigraphy and faunal successions in the Ordovician rocks of the Buith-Llandrindod Inlier, Radnorshire. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **95**, 383-445.
- Eschscholtz, F. 1829. *System der Acalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere*. Ferdinand Dümmlert, Berlin, 190 pp.

- Etheridge, R. J. 1878. On our Present Knowledge of the Invertebrate Fauna of the Lower Carboniferous or Calciferous Sandstone Series of the Edinburgh Neighbourhood, especially of that Division known as the Wardie Shales; and on the First Appearance of certain Species in these Beds. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **34** (1-4), 1-26.
- Etheridge, R. 1890. On the futher structure of *Conularia inornata*, Dana, and *Hyolithes lanceolatus*, Morris, sp., (= *Theca lanceolata*, Morris). *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **4** (2), 751-756.
- Fahrner, A. & Haszprunar G. 2001. Anatomy and ultrastructure of the excretory system of a heart-bearing and a heart-less sacoglossan gastropod (Opisthobranchia, Sacoglossa). *Zoomorphology*, **121** (2), 85-93.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, **18**, 374-385.
- Farris, J. S., 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, **19**, 83-92.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, **5**, 417-419.
- Fatka, O., Budil, P. & Mergl, M. 2006. Lower and Middle Ordovician trilobite communities of the Prague Basin (Barrandian area, Czech Republic). In: Yang, Q., Wang, Y. & Weldon, E. A., *Abstracts of The Second International Paleontological Congress*, Beijing, 131-132.
- Fauchald, K., Stümer, W. & Yochelson, E.L. 1986. *Sphenothallus* "Vermes" in the Early Devonian Hunsrück Slate, West Germany. *Paläontologische Zeitschrift*, **60**, 57-64.
- Fedonkin, M.A. 1983. Organic world of the Vendian. Stratigraphy and paleontology. *Itogi Nauki Tekhniki. VIVITI Akademii Nauk SSSR*, **12**, 127 pp. (En ruso).
- Feijó Ramos, M.I., Leme, J.M., Rodrigues, S.C. & Simões, M.G. 2003. Systematics of the conulariids (Cnidaria) from the Manacapuru Formation, Amazon Basin, Brazil, and their paleozoogeographic importante. In: *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. A Paleontologia e suas aplicações. Boletim de Resumos. Brasília, 13 a 18 de julho de 2003*, Brasília, 229-230.
- Feldmann, R.M., Hannibal, J. T. & Babcock, L.E. 1986. Fossil worms from the Devonian of North America (*Sphenothallus*) and Burma ("Vermes") previously identified as phyllocarid arthropods. *Journal of Paleontology*, **60**, 341-346.
- Finks, R.M. 1955. *Conularia* in a sponge from the West Texas Permian. *Journal of Paleontology*, **29** (5), 831-836, pl. 82.
- Finks, R.M. 1960. Late Paleozoic sponge faunas of the Texas region. The siliceous sponges. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **120** (1), 7-160.
- Fischer, J.C. 1980. *Guides géologiques régionales: Fossiles de France et des régions limitrophes*. Masson, Paris, 444 pp.

- Fischer, P. 1883. *Manual de Conchyliologie et de Paleontologie conchyliologique*. Paris, 1369 pp.
- Fletcher, H.O. 1938. A revision of the Australian Conulariae. *Records of the Australian Museum*, **20** (3), 235-255, pls. 24-26.
- Foerste, A.F. 1928. American Arctic and related cephalopods. *Bulletin of the Denison University*, **38** (2); *Journal of the Scientific Laboratories*, **23** (1/2), 110 pp., 29 pls.
- Frakes, L. A., Francis, J. E. & Syktus, J. L. 1992. *Climate modes of the Phanerozoic*. Cambridge University Press, Cambridge, 1-274.
- Frech, F. 1876. Cambrium. In: *Lethaea Palaeozoica*, Stuttgart, **2** (1), 97 pp.
- Freyberg, B. von. 1922. Die Fauna und Gliederung des Thüringer Untersilurs. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, **74** (2/4), 237-276, pls. 4-5.
- Fuchs, A. 1915. *Der Hunsrückschiefer und die Unterkoblenzschichten and Mitterlrhein (Loreleigegend). I Teil. Beitrag zur Kenntnis der Hunsrückschiefer-und Unterkoblenzfauna der Loreleigegend*. Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt, Berlin, 81 pp.
- Geikie, A. 1893. *Textbook of geology*. McMillan, London, 527-531.
- Geinitz, H.B. 1853. *Conularia hollebeni* Gein. aus dem unteren Zechstein von Ilmenau. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, **5** (2), 465-466.
- Gesner, J. 1758. *Tractatus Physicus de Petrificatis in duas partes distinctus*. Lugduni Batavorum, 136 pp.
- Glaessner, M.F. 1971. The genus *Conomedusites* Glaessner & Wade and the diversification of the Cnidaria. *Paläontologische Zeitschrift*, **45**, 7-17.
- Glaessner, M.F. & Wade, M. 1966. The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Africa. *Journal of Paleontology*, **9**, 599-628.
- Götte, A. 1887. *Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere*. Viertes Heft. Verlag von Leopold Voss, Hamburg und Leipzig, 79 pp.
- Gou, Zong-Hai & Yang, Ji-Kai. 1985. New Triassic Conularida from Jiangyou County, Sichuan, SW China. *Acta Paleontologica Sinica* (= *Gushengwu Xuebau*), **24** (4), 358-360. (En chino).
- Grabau, A.W. & Shimer, H.W. 1910. *North American Index Fossils: Invertebrates*. A.G. Seiler & Company, New York, **2**. 909 pp.
- Grasshoff, M. 1984. Cnidarian phylogeny – a biomechanical approach. *Paleontographica Americana*, **54**, 127-135.
- Gray, J.E. 1849. *Catalogue of the Mollusca in the Collection of the British Museum. Part II. Pteropoda*. London, 45 pp.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Aramburu, C., Arbizu, M., Bernárdez, E., Hacar Rodríguez, M.P., Méndez-Bedia, I., Montesinos López, R., Rábano, I., Truyols, J. & Villas, E. 1999. Revisión

- bioestratigráfica de las pizarras del Ordovícico Medio en el noroeste de España (zonas Cantábrica, Asturoccidental-leonesa y Centroibérica septentrional). *Acta geológica hispánica*, **34** (1), 3-87.
- Gutiérrez-Marco, J.C. & Bernárdez Rodríguez, E. 2003. *Un tesoro geológico en la autovía del Cantábrico*. Ed. Ministerio de Fomento, Madrid, 398 pp.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Bernárdez, E., Rábano, I., Sarmiento, G.N., Sendino, M.C., Albani, R. & Bagnoli, G. 2003. Ordovician on the move: geology and paleontology of the "Túnel Ordovícico del Fabar" (Cantabrian free highway A8, N Spain). In: *Ordovician from the Andes*. Albanesi, G.L., Beresi, M.S. & Peralta, S.H. (eds.). Univ. Nacional de Tucumán. *Instituto de Correlación Geológica (INSUGEO), Serie Correlación Geológica*, **17**, 71-77.
- Gutiérrez-Marco, J.C., Destombes, J., Rábano, I., Aceñolaza, G. F., Sarmiento, G. N. & San José, M. A. 2003. El Ordovícico Medio del Anti-Atlas marroquí: paleobiodiversidad, actualización bioestratigráfica y correlación. *Geobios. Paleontologie, Stratigraphie, Paleoecologie*, **36** (2), 151-177.
- Gutiérrez-Marco, J.C. & Rábano, I. 1983. Bioestratigrafía de las pizarras ordovícicas en la Sierra de Tameses (Sinclinal de Sequeros-Ahigal de los Aceiteros, prov. Salamanca. *Coloquios Paleontológicos*, **38**, 13-25.
- Gutiérrez-Marco, J.C. & Rábano, I. 1987. Trilobites y graptolitos de las lumaquelas terminales de los "Bancos Mixtos" (Ordovícico Superior de la zona Centroibérica meridional): elementos nuevos o poco conocidos. *Boletín Geológico y Minero*, **98** (5), 647-669.
- Hall, J. 1847. *Palaeontology of New York. Containing descriptions of the organic remains of the lower division of the New-York system (equivalent of the Lower Silurian rocks of Europe)*. Geological Survey of the State of New York & Van Benthuyssen & sons, Natural History of New York, Albany, State of New York, v. **1**, 338 pp. 99 pls.
- Hall, J. 1852. *Paleontology of New York. Containing Descriptions of the Organic Remains of the Lower Middle Division of the New York System (Equivalent in Part to the Middle Silurian Rocks of Europe)*. Natural History of New York, New York, Appleton Co., D. & Putnam, W. (eds.), Van Benthuyssen, Albany Boston, Gould, Kendall, Lincoln, vol. **2**, 362 pp., 84 pls.
- Hall, J. 1858. Descriptions of new species of fossils from the Carboniferous limestones of Indiana and Illinois. *Transactions of the Albany Institute*, **4**, 1-36.
- Hall, J. 1859. *Geological Survey of New York, Paleontology. Containing Descriptions and the Figures of the Organic Remains of the Lower Helderberg Group and Oriskany Sandstone*. Van Benthuyssen, C. (ed.), Albany y New York, **3** (1¿/2?), 532 pp., 72 pls.
- Hall, J. 1861a. Containing descriptions and figures of the organic remains of the Lower Helderberger Group and the Oriskany Sandstone. *Palaeontology, Geological Survey of New York*, **3** (2), 532 pp.

- Hall, J. 1861b. Containing descriptions and figures of the organic remains of the Lower Helderberg Group and the Oriskany Sandstone, 1855-1859. Part II Plates. Natural History of New York. *Palaeontology, Geological Survey of New York*, **3** (2), 140 pls.
- Hall, J. 1862. *Preliminary notice of some of the species of Crinoidea known in the Upper Helderberg and Hamilton groups of New York*. Fifteenth Annual Report of the Regents of the University of the State of New-York, on the Condition of the State Cabinet of Natural History, and the Historical and Antiquarian Collection annexed thereto, State of New York in Senate Document 116, April 12, 1862, Van Benthuyzen, Albany, 115-153, 1 pl.
- Hall, J. 1876. *Geological Survey of the State of New York. Paleontology. Illustrations of the Devonian Fossils: Gastropoda, Pteropoda, Cephalopoda, Crustacea and Corals of the Upper Helderberg. Hamilton and Chemung Groups*. Weed, Parsons & Company, Albany, New York, 1-7, 39 pls.
- Hall, J. 1879. *Geological Survey of the State of New York. Paleontology. Containing Descriptions of the Gasteropoda, Pteropoda, and Cephalopoda of the Upper Helderberg, Hamilton, Portage and Chemung Groups*. Geological Survey of New York, Palaeontology, Van Benthuyzen & sons, Albany, New York, **5** (2), 492 pp., 113 pls.
- Haeckel, E. 1877. *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, 732 pp.
- Hansman, R.H., Shaw, F.C. & Pettyjohn, W.A. 1962. *Supplement to the Catalog of the Type Specimens of Fossils in the University of Cincinnati Museum*. University Cincinnati Press, Cincinnati, iii + 131 pp.
- Hardland, T.L. & Pickerill, R.K. 1987. Epizoic *Schizocrania* sp. From the Ordovician Trenton Group of Quebec, with comments on mode of life of conulariids. *Journal of Paleontology*, **61** (4), 844-849.
- Hatschek, B. 1888. Lehrbuch der Zoologie. Eine morphologische Übersicht der Thierreiches zur Einführung in das Stadium dieser Wissenschaft. Gustav Fischer, Jena, IV + 304 pp.
- Havlíček, V. & Vaněk, J. 1966. The Biostratigraphy of the Ordovician of Bohemia. *Sborník Geologických Ved*, **8**, 7-68.
- Hayasaka, I. 1920a. A new species of *Conularia* from southern Kitakami, Japan. *Geological Society of Tokyo, Journal*, **27** (327), 87-90.
- Hayasaka, I. 1920b. Studies on the Japanese Conularida. *Journal of the Geological Society of Japan (= Chishitsugaku Zasshi)*, **49** (589), 390-399, pl. 15.
- Hayasaka, I. 1924. Some Permian fossils from the Kitakami Mountains. *Japanese Journal Geology and Geography*, **2** (4), 107-116, pl. 15.
- He, T.G. 1984. Descriptions of fossils pars. In: Xing, Yusheng, Ding, Quixiu, Luo, He, Ting-Gui & Wang (eds.), *The Sinian-Cambrian Boundary of China*. Bulletin of the Institute of Geology, Chinese Academy of Sciences, **10**, 1-206. (En chino).

- He, T.G. 1987. Early Cambrian conulariids from Yangtze Platform and their early evolution. *Journal of Chengdu College of Geology*, **14**, 7-18. (En chino).
- He, T.G. & Yang, X.H. 1986. Early Cambrian coelenterates from Nanjiang, Sichuan. *Bulletin of the Chengdu Institute of Geology and Mineral Resources*, **7**, 31-48.
- Hergarten, B. 1985. Die Conularien des Rheinischen Devons. *Senckenbergiana lethaea*, **66** (3/5), 269-297.
- Hergarten, B. 1988. Conularien in Deutschland. *Der Aufschluss*, **39** (6), 321-356.
- Hergarten, B. 1994. Conularien des Hunsruckschiefers (Unter-Devon). *Senckenbergiana lethaea*, **74** (1/2), 273-290.
- Hermite, H. 1878. Étude préliminaire du terrain silurien des environs d'Angers. *Bulletin de la Société géologique de France* [3], **6** (3), 531-543.
- Hernández Sampelayo, P. 1915. Fósiles de Galicia. Nota sobre la fauna paleozoica de la provincia de Lugo. *Boletín del Instituto Geológico de España*, **36**, 277-303.
- Hernández Sampelayo, P. 1931. *Criadereos de Hierro de España. Tomo IV: Hierros de Galicia* (volumen 2). Memorias del Instituto Geológico y Minero de España, **37**, 561 pp.
- Hernández Sampelayo, P. 1942a. *Explicación del nuevo mapa geológico de España. Tomo II El sistema siluriano*. Memorias Del Instituto Geológico Y Minero De España, **2** (1), I-XVII + 592 pp.
- Hernández Sampelayo, P. 1942b. *Explicación del nuevo mapa geológico de España. Tomo II El sistema siluriano*. Memorias del Instituto Geológico Y Minero de España, **2** (2), 593-848.
- Hisinger, W. 1837. *Lethaea Svecica seu petrifacta Sveciae, iconibus et caracteristibus illustrata*. P.A. Norstedt et filii, Holmiae, 124 pp., 36 pls.
- Hessland, I. 1949. Investigations of the Lower Ordovician of the Siljan District, Sweden III. A Lower Ordovician *Pseudoconularia* from the Siljan District. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*, **33** (4), 429-436, 4 pls.
- Hicks, H. 1875. On the Succession of the Ancient Rocks in the vicinity of St. David's, Pembrokeshire, with special reference to those of the Arenig and Llandeilo Groups, and their Fossil Contents. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **31**, 167-195, pls. 9-11.
- Hoeninghaus, F.W. 1832. *Dechen Handbuch der Geognosie de la Bêche*. Berlin, 612 pp.
- Hoernes, R. 1886. *Manuel de Paléontologie*. F. Savy, Paris, **1**, xvi + 741 pp.
- Holm, G. 1893. Sveriges Kambrish-Siluriska Hyolithidae och Conulariidae. *Sveriges Geologiska Undersökning. Afhandlingar och uppsatser*, **C112**, ix + 172 pp., 6 pls.
- Howell, B. F. 1949. New hydrozoan and brachiopod and new genus of worms from the Ordovician Schenectady formation of New York. *Bulletin of the Wagner Free Institute Sciences*, **24** (1), 1-8.

- Hua, H., Chen, Z. & Zhang, L. 2004. Early Cambrian phosphatized blastula- and gastrula-stage animal fossils from southern Shaanxi. *Chinese Science Bulletin*, **49** (5), 487-490.
- Hughes, N.C., Gunderson, G.O. & Weedon, M.J. 2000. Late Cambrian conulariids from Wisconsin and Minnesota. *Journal of Paleontology*, **74** (5), 828-838.
- Ihering, H. von. 1876. *Die Gehörwerkzeuge der Mollusken in ihrer Bedeutung für das natürliche System derselben*. Erlangen, 33 pp.
- Ihering, H. Von. 1876. *Die Gehörwerkzeuge der Mollusken in ihrer Bedeutung für das natürliche System derselben*. Erlangen, 33 pp.
- Ihering, H. Von. 1881. Die Aptychen als Beweismittel für Dibranchiaten-Natur der Ammoniten. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Jahrgang*, **1**, 44-92.
- Ivantson, A.Y. & Fedonkin, M. 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: A Metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary. *Palaeontology*, **45** (6), 1219-1229.
- Jaekel, O. 1889. Ueber das Alter des sogenannten Graptolithen-Gesteins mit besonderer Berücksichtigung der in demselben enthaltenen Graptolithen. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, **41**, 653-716, 7 fig., pl. 28-29.
- Jerre, F. 1988. Silurian conulariids from the Lower Visby Beds on Gotland. (inédito)
- Jerre, F. 1989. *Conulariids as microfossils – a new approach*. The Murchison Symposium, an International Symposium on the Silurian System, Programme and Abstracts, University of Keele, p. 51.
- Jerre, F. 1991. Reconstructions of the conulariid exoskeleton based on microscope specimens. *Lund Publications in Geology*, **96**, p. 13.
- Jerre, F. 1993. Conulariid microfossils from the Silurian Lower Visby Beds of Gotland, Sweden. *Journal of Paleontology*, **36** (2), 403-424.
- Jerre, F. 1994a. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia loculata* (Wiman, 1895), a conulariid from the Silurian of Gotland. *Lethaia*, **27**, 97-109.
- Jerre, F. 1994b. Taxonomy and functional morphology of Silurian conulariids from Gotland. *Lund Publications in Geology*, **117**, 1-33.
- Johnston, R. M. 1887. Contribution to the palaeontology of the Upper Palaeozoic rocks of Tasmania. *Royal Society of Tasmania, Papers and Proceedings for 1866*, 4-18.
- Johnston, R. M. 1888. *A Systematic Account of the Geology of Tasmania*. Government Printer, Hobart, 408 pp.
- Karpinsky A. P. 1884. *Die fossilen Pteropoden am Ostabhange des Urals*. Academie Impériale Sciences St. Pétersbourg, Memoire [7], **32**, 121 pp.
- Kayser, E. 1871. Studien aus dem Gebiet des Rheinischen Devon. II. Die devonischen Bildungen der Eifel. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, **23** (2), 289-376, pl. 6.

- Kayser, E. 1923. *Lehrbuch der Allgemeinen Geologie. Archäise, Eozoiische und Paäozoische Formationsgruppe und Triasformation*. Verlag von Ferdinand Enke, Stuttgart, **1**, VIII + 740 pp.
- Kayser, E. 1924. Jura-, Kreide-, Tertiär- und Quartärformation. Nachträge. In: *Lehrbuch der geologischen Formationskunde*, Verlag Von Ferdinand Enke, Stuttgart, **2**, 657 pp.
- Kawaguti, S. & Matsuno, A. 1981. A new species of the Coronatae, Scyphozoa, from the Japan Sea; *Atorella japonica* n.sp. *Bulletin Kawasaki Paramed Collection*, **1**, 15-21.
- Kegel, W. 1926. Unterdevon von böhmischer Facies (Steinberger Kalk) in der Lindener Mark bei Giessen. *Afhandlinger für Preussischen geologische Landesanstalt*, **100**, 1-77, 4 pls.
- Kiderlen, H. 1937. Die Conularien. Über Bau und Leben der ersten Scyphozoa. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **77** (B), 113-169.
- Kindelán, V. 1918. *Criaderos de hierro de las provincias de Guadalajara y Teruel*. Memorias del Instituto Geológico de España, **3**, 176 pp.
- Knight, J. B. 1937. *Conchopeltis* Walcott, an Ordovician genus of Conulariida. *Journal of Paleontology*, **11** (3), 186-188, pl. 29.
- Knod, R. 1908. Devonische Faunen Boliviens. In: Steinmann, G. (ed.), *Beiträge zur Geologie und Paläontologie von Südamerika, XIV*, Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **25**, 493-600, pls. 21-31.
- Komai, T. 1936. On another form of *Stephanoscyphus* found in the waters of Japan. *Memoirs of the College of Science Kyoto*, **B11** (3), 175-183.
- Kowalski, J. 1935. Les Conulaires. Quelques observations sur leur structure anatomique. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France [5]*, **5**, 281-293, pl. 12.
- Kozłowski, R. 1913. Fossiles Devoniens de l'Etat de Paraná (Brésil). *Annales de Paléontologie*, **8** (3), 1-19, 3 pls.
- Kozłowski, R. 1923. Faune dévonienne de Bolivie. *Annales de Paléontologie*, **12** (1/2), 1-112, 10 pls.
- Kozłowski, R. 1968. Nouvelles observations sur les Conulaires (Nowe obserwacje nad Konulariami.) *Acta Palaeontologica Polonica*, **13** (4), 497-535.
- Krause, A. 1877. Die Fauna der sogen. Beyrichien- oder Choneten-Kalke des norddeutschen Diluviums: Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, v. 29, p. 1-49, 1 pl.
- Kutscher, F. & Kümmerle, E. 1964. Die Conularien-Arten des Hunsrückschiefers. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **92**, 52-59.
- La Touche, J.D. 1884. *A Handbook of the Geology of Shropshire*. (1st ed.), 22 pls.
- Lalicker, C.G. & Moore, R.C. 1952. Annelids and other worms. In: Moore, R.C., Lalicker, C.G. & Fischer, A.G. (eds.), *Invertebrate Fossils*, McGraw-Hill, New York, 452-462.

- Lammers, G.E. & Young, H.R. 1984. A conulariid from the Mississippian of Manitoba. *Journal Canadien des Sciences de la Terre*, **21** (5), 609-611.
- Lamont, A. 1946. Largest British *Conularia*. *Quarry Manager's Journal*, **29** (11), 569-570, 2 pls.
- Lamouche. 1925. Terrains de l'ère primaire. In: Tortellier & Cie (éds.), *Fossiles caractéristique*, Arcueil (Seine), **1**, 30 pp., 36 pls.
- Lane, N.G. 1973. Paleontology and Paleocology of the Crawfordsville Fossil Site (Upper Osagian; Indiana). *University of California Publications in Geological Sciences*, (Berkeley), **99**, 1-141.
- Lapparent, M.A. de. 1886. Fossiles Primaires. In: *Fossiles caractéristiques des terrains sédimentaires*, Paris, **1**, 10 pls.
- Lapparent, M. A. 1893. *Traité de géologie*. Paris, 1280 pp.
- Laseron, C.F. 1911. Note on a new type of aperture in *Conularia*. *Journal and Proceedings of the Royal Society of New South Wales*, **45** (3), 247-249, pl. 11.
- Lehmann, U. & Hillmer, G. 1983. *Fossil Invertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, 350 pp.
- Leme, J.M. 2006. *Análise cladística de Conulariidae Walcott (Neoproterozóico-Triássico): Caracterizando e definindo um grupo de cnidários extintos*. Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, São Paulo, Tese de doutoramento, 107 pp.
- Leme, J.M., Heredia, S., Rodríguez, S.C., Simões, M.G., Aceñolaza, G.F. & Milana, J.P. 2003a. The oldest and smallest conulariid (cnidaria) from South America, *Paleontologia em Destaque*, **44**, p. 35.
- Leme, J.M., Heredia, S., Rodrigues, S.C., Simões, M.G., Aceñolaza, G.F. & Milana, J.P. 2003b. *Teresconularia* gen. nov. from the lower Ordovician of the Cordillera oriental of Salta (NW Argentina): The oldest conulariid (Cnidaria) from South America. *Revista Española de Micropaleontología*, **35** (3), 265-273.
- Leme, J.M., Rodrigues, S.C., Simões, M.G. & Van Iten, H. 2003c. Systematics of conulariids of the Ponta Grossa Formation (Devonian), Paraná state, Brazil. In: *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. A Paleontologia e suas aplicações. Boletim de Resumos. Brasília, 13 a 18 de julho de 2003*, Brasília, 169-170.
- Leme, J.M., Rodrigues, S.C., Van Iten, H. & Simões, M.G. 2003d. A preliminary phylogenetic hypothesis for Conulatae (Cnidaria, Scyphozoa). In: *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. A Paleontologia e suas aplicações. Boletim de Resumos. Brasília, 13 a 18 de julho de 2003*, Brasília, 167-168.
- Li, Z. 1993. A new conulariid genus from the Maokou Formation (Lower Permian) of Wufeng County, western Hubei. *Bulletin of the Yichang Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences (= Yichang Dizhi Kuangchan Yanjiuso Sokan)*, **19**, 127-130.
- Lindström, G. 1884. On the Silurian Gastropoda and Pteropoda of Gotland. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **19** (6), 250 pp.

- Lindström, G. 1888a. Cambrian and Lower Silurian, I. In: *List of the fossil faunas of Sweden*, Palaeontological Department of the Swedish State Museum (Natural History) (ed.), Stockholm, 24 pp.
- Lindström, G. 1888b. Upper Silurian, II. In: *List of the fossil faunas of Sweden*. Palaeontological Department of the Swedish State Museum (Natural History) (ed.), Stockholm, 29 pp.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae*. Ed. X, **1**, ii + 824 pp.
- Linnarsson, J.G.O. 1869. Om Vestergötlands Cambriska och Siluriska Aflagringar. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademien*, **8** (2), 89 pp., 2 pls.
- Liu, W. 1981. Conulariid faunas from the Upper Paleozoic of central Jilin, China. *Geological Review* (= *Dizhi Lunping*), **27** (6), 477-482. (En chino).
- Liu, Y., Li, Y., Shao, T., Wang, Y. Han, H. & Yang, J. 2005. Two new species of protoconulariids from the Early Cambrian in South Shaanxi, China. *Acta Micropalaeontol Sinica*, **22** (3).
- Lowenstam, H.A. & Weinerr, S. 1989. *On biomineralization*. Oxford University Press, (New York), IX + 324 pp.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution, version 3.0*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 398 pp.
- Malaise, C. 1873. *Description du terrain silurien du centre de la Belgique*. Mémoires du Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, **37**, 122 pp., 9 pls.
- Mallada, L. & Buitrago, J. 1878. La fauna primordial auno y otro lado de la Cordillera Cantábrica. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **5**, 177-194.
- Mapes, R.H., Fahrer, T.R. & Babcock, L.E. 1989. Sublethal and lethal injuries of Pennsylvanian conulariids from Oklahoma. *Journal of Paleontology*, **63** (1), 34-37.
- Márquez-Triguero, E. 1962. Estratigrafía del Paleozoico en la región del río Guadalmez. Aportación a la Geología de Sierra Morena en la parte N. de los Pedroches. *Estudios Geológicos*, **17** (3/4), 187-201.
- Marques, A.C. & Collins, A.G. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarians evolution. *Invertebrate Biology*, **123**, 23-42.
- Marsille, L. 1910. Note sur la Faune Silurienne des environs de Malestroit (Morbihan). *Bulletin de la Societé polymatique de Morbihan*, 1er semestre, 20-35, 2 pls.
- Mason, C. & Yochelson, E.L. 1985. Some tubular fossils (*Sphenothallus*: "Vermes") from the Middle and Late Paleozoic of the United States. *Journal of Paleontology*, **59**, 85-95.
- Matthews, S.C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology*, **16** (4), 713-719.
- Mayr, E. 1969. *Principles of systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York, 428 pp.

- McCoy, F. 1852. Systematic description of the British Paleozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. In: Sedgwick, A., (ed.), *A Synopsis of the Classification of the British Paleozoic Rock*,. University Press, Cambridge, Massachusetts, **2**, 185-406.
- McCoy, F. 1855. Systematic description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. In: Sedgwick, A., (ed.), *A Synopsi of the classification of the British Palaeozoic rocks*, Parker, J.W, and son, West Strand; Deighton, Bell & Co.; and MacMillan & Co., London y Cambridge, 661 pp, pls. 1A-3K.
- McKee, E.D. 1935. A *Conularia* from the Permian of Arizona. *Journal of Paleontology*, **9** (5), 427-429.
- McKinney, F.K., Devolvé, J.J. & Sobieraj, J. 1995. *Conularia* sp. from the Pyrénées: further support for scyphozoan affinities of the Conularida. *Lethaia*, **28** (3), 229-236.
- McLearn, F.H. 1924. Paleontology of the Silurian rocks of Arisaig, Nova Scotia. *Memoir of the Geological Survey of Canada, Geological Series 118*, **137**, 180pp.
- McMenamin, M.A.S. 1987. The fate of Ediacaran fauna, the nature of conulariids, and the basal Paleozoic predator revolution. In anonymous (ed.): *Geological Society of America, Northeastern Section, 22nd annual meeting, abstracts*, Abstracts with Programs - Geological Society of America, Boulder, Colorado, **19** (1), p. 29.
- Meek, F.B. & Worthen, A.H. 1865. Contributions to the palaeontology of Illinois and other Western States. *Proceedings for 1865 of the Academy Natural Sciences of Philadelphia*, **9**, 245-273.
- Meléndez, B. 1950. Paleobiología de los Conuláridos. Resumen de los trabajos de H. y Gen. Termier. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **48** (2), 185-190.
- Meléndez, B. 1982. *Paleontología*. Conuláridos, pp. 319-322 in Tomo 1, Parte general e invertebrados. 3ª ed. revisada y ampliada. Paraninfo S.A., Madrid, **1**, 722 pp.
- Meneghini, G.C.A. 1880. Nuovi fossili siluriani di Sardegna. Reale Academia dei Lincei, Atti [3], *Memoria Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali*, **5** (3), 209-219, 1 pl.
- Miller, S.A. 1889. *North American Geology and Paleontology for the use of amateurs, students, and scientists*. Cincinnati, 664 pp.
- Miller, S.A. & Gurley, W.F.E. 1893. Descriptions of some new species of invertebrates from the Paleozoic rocks of Illinois and adjacent states. *Bulletin of the Illinois State Museum of Natural History*, **3**, 73-75, pls. 7-8.
- Miller, S.A. & Gurley, W.G.E. 1896. New species of Paleozoic invertebrates from Illinois and other States. *Bulletin of the Illinois State Museum of Natural History*, **11**, 1-50.
- Moore, R.C. & Harrington, H.J. 1956a. Scyphozoa. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Coelenterata*, Geological Society of America and University of Kansas Press, New York, Lawrence y Boulder, **F**, F27-F38.

- Moore, R.C. & Harrington, H.J. 1956b. Conulata. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Coelenterata*, Geological Society of America and University of Kansas Press, New York, Lawrence y Boulder, **F**, F54-F66.
- Morandini, A.C. & Jarms, G. 2005. New combinations for two coronate polyp species (Atorellidae and Nausithoidae, Coronatae, Seyphozoa, Cnidaria). *Contributions to Zoology*, **74** (1/2), 117-123.
- Moreels, M.L. 1888. Note sur *Conularia Destinezi*, ptéropode nouveau du houiller inférieur (phtanites) d'Argenteau. *Annales de la Societe Geologique de Belgique*, **15**, 118-120.
- Moret, L. 1966. *Manuel de Paléontologie animale*. Masson et Cie., Paris, 781 pp.
- Morris, J. 1845. Description of fossils. In: De Strzelecki, P. E., *New South Wales and Van Diemen's Land*. London, xix + 462 pp., 19 pls.
- Murchison, R.I. 1839. *The Silurian System, founded on geological researches in the counties of Salop, Hereford, Radnor, Montgomery, Caermarthen, Brecon, Pembroke, Monmouth, Gloucester, Worcester, and Stafford; wit descriptions of the coal-fields and overlying formations*. Murray, J., London, **1**, 578 pp.
- Murchison, R.I. 1859. *Siluria. The history of the oldest fossiliferous rocks and their foundations; with a brief sketch of the distribution of gold over the earth*. [3rd ed.], Murray, J., London, XIX + 592 pp, 41 pls.
- Murchison, R.I., Brongniart, A.T., Agassiz, L., Keyserling, A., Verneuil, E. de & D'Orbigny, A. 1845. Paléontologie. In: Murchison, R.I., Verneuil, E. de & Keyserling, C.A., *The Geology of Russia in Europe and the Ural Mountains. Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural*, John Murray, London, Paris, **2** (3), xxxii + 512 pp., 50 pls.
- Naef, A. 1921-1923. *Die Cephalopoden. Fauna e Flora del Golfo di Napoli*. Monographie 35, **1**, Parts I and II, Systematik, 1-863.
- Neumayr, M. 1879. Zur Kenntnis der Fauna des untersten Lias in den Nordalpen. *Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **7** (5), 1-46, 7 pls.
- Nudds, J.R. & Sepkoski, J.J., Jr. 1993. Coelenterata. In: Benton, M.J., (ed.), *The fossil record 2*. Chapman & Hall, London, 101-124.
- Nutting, C.C. 1904. American hydroids. Part II. The Sertulariidae. *Smithsonian Institution, U. S. Natural Museum, Special Bulletin*, **4** (2), 325 pp.
- Ogg, J. 2007. *Overview of Global Boundary Stratotype Sections and Points (GSSP's)* [en línea]. [Consultado 10 septiembre 2007]. < <http://www.stratigraphy.org/gssp.htm> >
- Oldroyd, D. R., 1990, *The Highland Controversy: Constructing Geological Knowledge through fieldwork in Nineteenth-Century Britain*. University of Chicago Press, Chicago & London, 448 pp.
- Oliveira, A.L. & Leonardos, O.H. (1943). *Geologia do Brasil*. (2nd ed.), Sevcio de Informação Agrícola, Brasil, Serie Didática, **2**, 813 pp.

- Oliver, W.A., Jr. 1984. *Conchopeltis*: its affinities and significance. *Palaeontographica Americana*, **54**, 141-147.
- Osswald, K. 1818. Mesozoische Conulariiden. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1818**, 337-344.
- Owen, R. 1832. *Memoir on the Pearly Nautilus with illustrations of its external form and internal structure*. London, 68pp.
- Owen, R. 1862. *Report of a Geological Reconnaissance of Indiana, Made During the Years 1859 and 1860, Under the Direction of the late David Dale Owen, M.D., State Geologist*. Dodd, H.H. & Co. (eds.), Indianapolis, 368 pp.
- Parfrey, S.M. 1982. Paleozoic conulariids from Tasmania. *Alcheringa*, **6** (1/2), 69-77.
- Peel, J.S. 1991. Functional morphology, evolution and systematics of Early Palaeozoic univalved mollusks. *Bulletin / Grønlands Geologiske Undersøgelse*, **161**, 116 pp.
- Pelseneer, P. 1889. *Sur un nouveau Conularia du Carbonifère et sur les prétendus "Ptéropodes" primaires*. Mémoires Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, Bruxelles, **3**, 124-136, pl. 2.
- Pelseneer, P. 1906. *Mollusca*. A & C. Black, London, 355 pp.
- Peng, J., Babcock, L.E., Zhao, Y., Wang, P. & Yang, R. 2005. Cambrian *Sphenothallus* from Guizhou Province, China: early sessile predators. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **220** (1/2), 119-127.
- Pillet, J. & Beaulieu, G. 1995. Sur quelques *Hyalithidae* de l'Ordovicien Moyen du Massif Armoricaín. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques de l'Anjou*, **15**, 1-17.
- Pillet, J. & Beaulieu, G. 1998. Sur quelques conularides de l'Ordovicien conularids from the Armoricaín Massif. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France (1983)*, **20** (1), 29-40.
- Pojeta, Jr.J., Runnegar, B., Morris, N.J. & Newell, N.D. 1972. Rostroconchia: A new class of bivalve mollusks. *Science*, **177**, 264-267.
- Portlock, J.E. 1843. *Report on the Geology of the county of Londonderry, and of parts of Tyrone and Fermanagh*. Andrew Milliken and Hodges & Smith, Dublin, XXXII + 784 pp, 54 pls., 1 map.
- Prosser, S., Kindle, E.M. & Swartz, C.K. 1913. Systematic palaeontology, middle Devonian. Gasteropoda. In: *Middle and Upper Devonian*, Maryland Geological Survey, 280-306.
- Qian, Y. 1977. Hyolitha and some problematical from the lower Cambrian Meishuncun stage in central and S.W. China. *Acta Paleontologica Sinica*, **16** (2), 255-278. (En chino, con resumen en español).
- Qian, Y., Van Iken, H., Cox, R.S., Zhu, M.-Y. & Zhuo, E.-J. 1997. A brief account of *Emeiconularia trigramme*, a new genus and species of protoconulariid. *Acta Micropaleontologica Sinica*, **14** (4), 475-488. (En chino).

- Quenstedt, F.A. 1852. *Handbuch der Petrefaktenkunde*. H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen, 792 pp.
- Raymond, A., Kelley, P.H. & Lutken, C.B. 1990. Dead by Degrees: Articulate Brachiopods, Paleoclimate and the Mid-Carboniferous Extinction Event. *PALAIOS*, **5** (2), 111-123.
- Reed, F.R.C. 1902. Salter's undescribed species VI. Pteropoda. *Geological Magazine*, **9**, 122-126.
- Reed, F.R.C. 1904. Mollusca from the Bokkeveld Beds. *Annals of the South African Museum*, **4** (6), 239-274.
- Reed, F.R.C. 1925. Revision of the fauna of the Bokkeveld Beds. *Annals of the South African Museum*, **22**, 27-225.
- Reed, F.R.C. 1933. Some new Ordovician species of *Conularia* from Girvan. *Geological Magazine* (n.s.), **70**, 354-358, pl. 19.
- Richardson, E.S., Jr. 1942. *A Middle Ordovician and Some Lower Devonian Conulariids, with Two Orthoceratids, from Central Pennsylvania*. M.S. thesis, Pennsylvania State University, University Park, State College, 57 pp. (Inédito).
- Richter, R. & Richter, E. 1930. Bemerkenswert erhaltene Conularien und ihre Gattungsgenossen im Hunsrückschiefer (Unterdevon) des Rheinlandes. *Senckenbergiana*, (traducido al inglés como: Remarkably preserved conularias and their generic associates in the Hunsrueck Shale (Lower Devonian) of the Rhineland. *Senckenbergiana lethaea*, **12** (2/3), 152-171.
- Robardet, M. 1981. Evolution Geodynamique du Nord-Est du Massif Armoricain au Paleozoïque. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **20**, 342 pp.
- Robson, E.A. 1985. Speculations on coelenterates. In: Conway Morris, S., George, J.D., Gibson, J. & Platt, H.M., (eds.), *The Origins and Relationships of Lower Invertebrate, Systematics Association Special Volume*, Academic Press, London y New York, **28**, 60-77.
- Rodrigues, S.C., Simões, M.G. & de Leme, J.M. 2003a. Conulariid (Cnidaria) taphonomy of a Devonian Epeiric Sea: Ponta Grossa Formation, Brazil. In: *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia. A Paleontologia e suas aplicações. Boletim de Resumos. Brasília, 13 a 18 de julho de 2003*, Brasília, 237-238.
- Rodrigues, S.C., Simões, M.G. & Leme, J.M. 2003b. Tafonomia comparada dos Conulate (Cnidaria), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **33** (4), 381-390.
- Roemer, F.A. 1843. *Die Versteinerungen des Harzgebirges*. Hannover, xx + 65 pp, 12 pls.
- Roemer, F. von 1857. Lieferung II. In: Bronn, H.G. & Roemer, F.A. (eds.), *Lethaea Geognostica oder Abbildung und Beschreibung der für die Gebirgs-Formationen Bezeichnendsten Versteinerungen*, Stuttgart, (3ª Revised ed.), **2**, 433-788.

- Rouault, M. 1851. Mémoire sur le terrain paléozoïque des environs de Rennes. *Bulletin de la Société géologique de France* [2], **8**, 358-399.
- Roy, S. 1935. A new Niagaran *Conularia*. *Field Museum Natural History, Geological Series*, **6** (10), 147-154, figs. 30-32.
- Ruddy, T. 1885. List of Caradoc or Bala fossils found in the neighbourhood of Bala, Corwen, and Glyn Ceiriog. *Proceedings of the Chester Society of Natural Science*, **3**, 113-124.
- Ruedemann, R. 1896a. Note on the discovery of a sessile *Conularia*. Article I. *American Geologist*, **17** (3), 158-165, pls. 8-9.
- Ruedemann, R. 1896b. Note on the discovery of a sessile *Conularia*. Article II. *American Geologist*, **18** (2), 65-71, pl. 2.
- Ruedemann, R. 1897. The discovery of a sessile *Conularia*. New York State Geologist, 15th Annual Report (Senate paper 66), **1**, 699-728, 4 pls.
- Ruedemann, R. 1898. The discovery of a sessile *Conularia*. New York State Museum, 49th Annual Report 1895, Albany y New York, **15**, 701-720.
- Ruedemann, R. 1916. Account of some new or little-known species of fossils, mostly from Paleozoic rocks of New York. *Bulletin of the New York State Museum*, **189**, 7-97, pls. 1-30.
- Ruedemann, R. 1925. Some Silurian (Ontarian) Faunas of New York. *Bulletin of the New York State Museum*, **265**, 134 pp., 24 pls.
- Ruedemann, R. 1926. The Utica and Lorraine Formations of New York. Part 2. Systematic paleontology. Nº 2 . Mollusks, crustaceans and eurypterids. *Bulletin of the New York State Museum*, **272**, 227 pp.
- Sabattini, N., Azcuy, C.L. & Carrizo, H. A. 2001. Invertebrados marinos de la Formación Malimán (Carbonífero Inferior), y su relación con las asociaciones paleoflorísticas. Provincia de San Juan, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **56** (1), 111-120.
- Sabattini, N. & Hlebszevitsch, J. C. 2004. Agrupamientos radiales de conuláridos del Pérmico inferior de la Provincia de Chucut, Argentina. *Ameghiniana*, **41** (3), 399-404.
- Sabattini, N. & Hlebszevitsch, J. C. 2005. Nueva evidencia sobre el modo de vida de los Conulariida. *Ameghiniana*, **42** (3), 627-632.
- Sahni, M. R., & Srivastava, J. P. 1956. Discovery of *Eurydesma* and *Conularia* in the Eastern Himalaya and description of associated faunas. *Journal of Palaeontology Society of India*, **1**, 202-214.
- Salter, J.W. 1855a. Apendix A. Description of a few species from Wales and Westmoreland. In: McCoy, F., *A Synopsis of the Classification of the British Paleozoic Rocks*, University Press, Cambridge, Massachusetts, **2**, viii pp.
- Salter, J.W. 1855b. Description of a few species from Wales and Westmoreland. In: Sedgwick, A., (ed.), *A Synopsis of the classification of the British palaeozoic Rocks with a*

- systematic description of the British Paleozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge*, Parker, J.W. & son (eds.); Deighton, Bell & McMillan & Company, West Strand, London y Cambridge, **2**, I-VIII + 288 pp.
- Salter, J.W. 1866. Appendix. On the fossils of North Wales. In: Ramsay, (ed.), *The geology of North Wales*. Memoirs of the Geological Survey of Great Britain, and of the Museum of Practical Geology in London, **3**, 239-381, pls. 1-26.
- Salter, J. W. 1873. *A catalogue of the collection of Cambrian and Silurian fossils contained in the geological museum of the University of Cambridge*. Cambridge University Press, Cambridge, 204 pp.
- San José, M.A. de, Rábano, I., Herranz, P. & Gutiérrez-Marco. 1992. EL Paleozoico Inferior de la Zona Centroibérica meridional, pp: 505-521. In: Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J. & Rábano, I. (eds.), *Paleozoico Inferior de Ibero-América*, I, IUGS, UNESCO, P, Universidad de Extremadura, 630 pp.
- Sandberger, G. 1847. Die Flossenfüßer oder Pteropoda der ersten Erdbildungs-Epoche. *Conularia und Coleoprion*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1847**, 8-25, pl.1.
- Sayar, C. A. 1955. Istanbul Paleozoik arazisinde bulunan oolotli ve fosilli demir madeni. *Istanbul Technical University, (Istanbul)*, **11** (3/4), 67-68.
- Sayar, C. A. 1964. Ordovician Conulariids from the Bosphorus Area, Turkey. *Geological Magazine*, **101** (3), 193-197.
- Schaffer, F. X. 1924. *Lehrbuch der Geologie. Teil 2, Grundzüge der historischen Geologie (Geschichte der Erde, Formationskunde)*. Franz Deuticke, Leipzig, Wien, xi + 628 pp.
- Schmidt, W. & Teichmüller, M. 1958. Neue Funde von *Sphenothallus* auf dem westeuropäischen Festland, insbesondere in Belgien, und ergänzende Beobachtungen zur Gattung *Sphenothallus*. *Publication de Association pour l'Etude de la Paléontologie et de la Stratigraphie Houillères*, **33**, 1-34.
- Schlotheim, E. F. von. 1820. *Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert*. Gotha, Beckersche Buchhandlung, p. 1-437, pl. 15-29.
- Schwarz, E.H.L. 1906. South African Palaeozoic fossils. *Albany Museum, Records*, **1**, 347-404.
- Scotese, C. R., 2001. *Atlas of Earth History*, Volume 1, *Paleogeography*. PALEOMAP Project, University of Texas, Arlington, 52 pp.
- Sendino, M.C. 2006. Estudio morfológico de los Conulariida (Cnidaria). *Pliocénica*, **5**, 1-16.
- Sendino, M.C. 2007. Los conuláridos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. In: Cambra Moo, O., Martínez Pérez, C., Chamero Macho, B., Escaso Santos, F. Esteban de

- Trivigno, S. & Marrugán Lobón, J., *Cantera Paleontológica*, Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, 339-347.
- Sendino, M.C. & Domínguez, P. 2006. Análisis documental de la distribución geográfica y estratigráfica de los conuláridos (Cnidaria) de Gondwana. *Revista de Española de Paleontología*, **21** (2), 175-187.
- Serra-Kiel, J., Fernández-Cañadel, C. & Tosquella, J. 1999. Reworked *Discocyclina* occurring together with *Lepidocyclina* in the Oligocene of San Vicente de la Barquera (northern Spain). *Revista Española de Micropaleontología*, **31** (3), 323-330.
- Serpagli, E. 1969. Ordovician conularids of Sardinia. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **8** (1), 3-10.
- Sharpe, D. 1856. Descriptions of Paleozoic Mollusca from South Africa. *Transactions of the Geological Society of London* [2], **7**, 206-215.
- Shimer, H.W. & Shrock, R.R. 1944. *Index Fossils of North America*. The M.I.T. (Massachusetts Institute of Technology) Press, (1st ed.), Cambridge, Massachusetts, 837 pp.
- Simões, M.G., Mello, L.H.C., Rodrigues, S.C., Leme, J.M. & Marques, A.C. 2000. Conulariid taphonomy as a tool in paleoenvironmental analysis. *Revista Brasileira de Geociencias*, **30** (4), 757-762.
- Simões, M.G., Rodrigues, S.C., Leme, J.M. & Van Iten, H. 2003. Some Middle Paleozoic Conulariids (Cnidaria) as Possible Examples of Taphonomic Artifacts. *Journal of Taphonomy*, **1** (3), 163-184.
- Sinclair, G. W. 1940a. The genotype of *Conularia*. *Canadian Field-Naturalist*, **54** (5), 72-74.
- Sinclair, G. W. 1940b. A discussion of the genus *Metaconularia* with descriptions of new species. *Transactions of the Royal Society of Canada, Section IV* [3], **34**, 101-121, 3 pls.
- Sinclair, G.W. 1941. Notes on *Pseudoconularia* and *P. magnifica* (Spencer). *Transactions of the Royal Society of Canada* [3], Section IV, **35** (6), 125-129.
- Sinclair, G. W. 1942a. The Chazy Conularida and their congeners. *Annals of Carnegie Museum*, **29** (10), 219-240, 3 pls.
- Sinclair, G.W. 1942b. A new species of "*Conularia*" from Gaspé. *Le Naturaliste Canadien*, **69**, 158-160.
- Sinclair, G.W. 1943a. Notes on *Archaeoconularia* Bouček and *Eoconularia*, new genus. *Proceedings of the royal Society of Canada* [3], **37**, p. 122.
- Sinclair, G.W. 1943b. A new genus of conularids. *The Canadian Field-Naturalist*, **57** (7/8), p. 123.
- Sinclair, G.W. 1944. Notes on the genus *Archaeoconularia* and *Eoconularia*. *Transactions of the royal Society of Canada, Section IV* [3], **38** (4), 87- 95.
- Sinclair, G.W. 1945. An Ordovician faunule from Quebec. *The Canadian Field-Naturalist*, **59** (3), 71-74.

- Sinclair, G.W. 1946. Three new conulariids from the Ordovician of Quebec. *Le Naturaliste Canadien*, **73** (11/12), 385-390.
- Sinclair, G.W. 1948a. *The Biology of the Conularida*. Ph. D. thesis McGill University, Montreal, 442 pp. (Inédito).
- Sinclair, G.W. 1948b. Aperture of *Conularia*. Bulletin of the Geological Society of America, **59**, p. 1352.
- Sinclair, G.W. 1952. A classification of the Conularida. *Chicago Natural History Museum, Fieldiana Geology*, **10** (13), 135-145.
- Sinclair, G.W. & Richardson, E.S., Jr. 1954. A bibliography of the Conularida. *Bulletins of American Paleontology*, **34** (145), 1-143.
- Slater, I.L. 1907. *A Monograph of British Conulariae*. Monograph of Palaeontographical Society, London, **6** (295), 41 pp., 5 pls.
- Smith, S.A., & R.A. Edwards. 1991. Regional Sedimentological Variations in Lower Triassic Fluvial Conglomerates (Budleigh Salterton Pebble Beds), Southwest England - Some Implications For Paleogeography and Basin Evolution, *Geological Journal*, **26** (1), 65-83.
- Solem, A. 1978. Cretaceous and Early Tertiary Camaenid Land Snails from Western North America (Mollusca: Pulmonata). *Journal of Paleontology*, **52** (3), 581-589.
- Sowerby, G. B. 1840. *Drawings of fossils remains from the neighbourhood of Cheltenham, executed for Charles Fowler, Esq., F.R.C.S., &c.* 148 pls.
- Sowerby, J. 1814 [1812-1815]. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells which have been Preserved at Various Times and Depths in the Earth*. London, **1**, 234 pp.
- Sowerby, J. 1816-18. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells which have been Preserved at Various Times and Depths in the Earth*. London, **2**, 251 pp. [February 1, 1816, pp.45-59, pls.121-126: April 1, 1816, pp.61-72, pls.127-132: June 1, 1816, pp.73-84, pls.133-138: August 1, 1816, pp.85-100, pls.139-144: October 1, 1816, pp.101-116, pls.145-150: December 1, 1816, pp.117-128, February 1, 1818, pp.211- 224, pls.193-198: April, 1 1818, pp.225-235, index, pls.199-203: June 1, 1818, stratigraphic index, pp.240-251: December 1, 1818).
- Sowerby, J. 1821. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells, Which Have Been Preserved at Various Times, and Depths in The Earth*. W. Arding Company, London, **3**, 194 pp.
- Sowerby, J. 1823. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells, Which Have Been Preserved at Various Times, and Depths in The Earth*. London, **4**, 115-160.

- Sowerby, J. 1835-45. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells which have been Preserved at Various Times and Depths in the Earth*. London, **7**, 80 pp., supplement, pls. 610-648, systematical index pp. 237-250.
- Sowerby, G. J. 1841. *The Conchological Illustrations*. London, 116 pp.
- Sowerby, J. 1837. *Grossbritanniens Mineral-Conchologie oder ausgemalte Abbildungen und Beschreibungen der Schalthier-Überreste*. Deutsche Bearbeitung von Agassiz, 301 pp.
- Sowerby, J. 1839. Fossil shells of the lower Ludlow age. In: Murchison, R. C., *Silurian System*, Murray, J. (ed.), London, Part 2, 612 pp.
- Sowerby, J. 1845a. *Conchylologie minéralogique de la Grande Bretagne*. Traduit de l'anglais par Desor, E. Additions et rectifications par Agassiz, L., Soleure, **1**, 682 pp.
- Sowerby, J. 1845b. *Conchylologie minéralogique de la Grande Bretagne*. Traduit de l'anglais par Desor, E. Additions et rectifications par Agassiz, L., Soleure, **2**, 395 pls.
- Spencer, J.W. 1879. A gigantic *Conularia* of the Niagara group of Hamilton, Ontario-Canada *Natural, Natural Sciences*, **9** (1), 62-63.
- Spencer, J.W. 1884. Niagara fossils. *Bulletin of the Museum at the State University of Missouri*, **1** (1), 1-61.
- Spencer, J.W. 1886. Niagara fossils. *Transactions of the Academy of Science of St. Louis*, **4** (4), 555-610.
- Spriestersbach, J. 1925. Die Oberkoblenzschichten des Bergischen Landes und des Sauerlandes. *Jahrbuch für Königlich Preussischen Geologische Landesanstalt*, **45**, 367-450, pls. 10-17.
- Steinmann, G. & Doderlein, L. 1890. *Éléments der Paläontologie*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, 848 pp.
- Steul, H. 1984. Die systematische Stellung der Conularien. *Giessener Geologische Schriften*, **37**, 117 pp.
- Štorch, P. & Mergl, M. 1989. Králodvor/Kosov boundary and the late Ordovician environmental changes in the Prague Basin (Barrandian area, Bohemia. *Sborník Geologických Ved*, **44**, 117-153, 9 pls.
- Subcommission on Ordovician Stratigraphy, International Commission on Stratigraphy. 2007. *Ordovician News*, 24, i-iii + 48 pp.
- Sugiyama, T. 1942. Studies on the Japanese Conularida. *Journal of the Geological Society of Japan (= Chishitsugaku Zasshi)*, **49** (589), 390-399, pl. 15.
- Swallow, G.C. 1860. Descriptions of new fossils from the Carboniferous and Devonian rocks of Missouri. *Transactions of the Academy of Science of St. Louis*, **1**, 635-660.
- Swartz, C.K. & Prouty, W. F. 1923. Systematic paleontology of silurian deposits, Gastropoda. In: *Silurian*, Maryland Geological Survey, 482-494.

- Swofford, D.L. 1990. *PAUP - Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0*. Illinois Natural History Survey, Champaign IL, 257 pp.
- Sysoev, B.A. & Chudinov, I.I. 1962. Subclass Conulata. In: Orlov, Yu.A. & Sokolov, B.S., (eds.), *Osnovy Palaeontologii. Vol. II. Porifera, Archaeocyatha, Coelenterata, Vermes*, Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moscow, 187-191. (En ruso).
- Tanner, L.H., Lucas, S.G., & Chapman, M.G., 2004. Assessing the record and causes of. Late Triassic extinctions. *Earth-Science Reviews*, **65** (1-2), 103-139.
- Tasch, P. 1973. *Paleobiology of the Invertebrates. Data retrieval from the fossil record*. John Wiley and sons, New York, 946 pp.
- Tchudinova, I. I. 1964. Tabuljaty niznego i srednego devona Kuznevkogo bassejua. In: *Traite paleontologie in-tra, Moskau*, **101**, 80 pp., 35 pls. (En ruso).
- Termier, G. & Termier, H. 1950. Paléontologie Marocaine. Tome II, *Invertébrés de l'Ere Primaire*. Fascicule IV, *Annélides, Arthropodes, Échinodermes, Conularides et Graptolithes*. Herman & Cie, (éds.), Paris, ser. Actualités Scientifiques et Industrielles, y Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, **79**, 279 pp., pls. 184-241.
- Termier, H. & Termier, G. 1947. Les affinités du genre Conularia. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société géologique de France*, **17** (5), 337-338.
- Termier, H. & Termier, G. 1949. Position systématique et biologique des Conulaires. *Revue scientifique, Année 86*, **12** (3300), 711-722.
- Termier, H. & Termier, G. 1953. Les Conularides. In: Piveteau, J., (éd.): *Traité de Paléontologie, Onychopores, Arthropodes, Echinodermes, Stomocordés*, Masson & Cie (éds.), Paris, **3**, 1006-1013.
- Termier, H. & Termier, G. 1959. *Paléontologie stratigraphique*. Masson & Cie (éds.), Paris, **1**, 116 pp.
- Thiel, H. 1966. The evolution of the Scyphozoa. A review. In: Rees, W.J., (ed.), *The Cnidaria and their evolution*, Symposium of Zoological Society of London on 3 and 4 march 1965, Academic Press, London, **16**, 77-117.
- Thomas, G.A. 1969. *Notoconularia*, a new conularid genus from the Permian of eastern Australia. *Journal of Paleontology*, **43** (5), 1283-1290.
- Thoral, M. 1935. *Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune Cambrienne de la Montagne Noire*. Université de Paris, Montpellier, **1541**, 362 pp., 35 pls. (inédito).
- Thornton, W. 1996. The Lower Ordovician Stratigraphy and Trilobites of the Landeyran Valley and the Neighbouring District of the Montagne Noire, South-Western France. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **12** (6), 245-353, 21 pls.
- Toula, F. 1900. *Lehrbuch der Geologie: ein Leitfaden für Studierende*. Hölder, A., Wien, xi + 412 pp., 30 pls.

- Trechmann, C.T. 1918. The Trias of New Zealand. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **73** (3), 165-246.
- Tromelin, G. de 1877. Étude la faune du grès silurien de May, Jurques, Campandré, Mont-Robert, etc. (Calvados) avec des observations sur divers fossiles Paléozoïques de l'Ouest de la France. *Bulletin de la Societé linnienne de Normandie* [3], 1876 –1877, **1**, 5-82.
- Tromelin, G. de & Lebesconte, P. 1876a. Essai d'un catalogue raisonné des fossiles siluriens des départements de Maine-et-Loire, de la Loire-Inférieure et du Morbihan, avec des observations sur les terrains paléozoïques de l'Ouest de la France. *Association française pour l'avancement des sciences, Compte rendu, 4e Session, Congrès de Nantes*, 601-661.
- Tromelin, G. de & Lebesconte, P. 1876b. Presentation de fossiles paléozoïques du département d'Ille-et-Vilaine et note additionnelle sur la faune silurienne de l'ouest de la France. *Association française pour l'avancement des sciences, Compte rendu, 4e Session, Congrès de Nantes*, 683-687.
- Tromelin, G. de & Lebesconte, P. 1876c. Observations sur les terrains primaires du Nord du département d'Ille-et-Vilaine et de quelques autres parties du massif breton. *Bulletin de la Societé géologique de France*, **3** (4), 583-623.
- Ulrich, A. 1892. Paläozoische Versteinerungen aus Bolivien. In: Steinmann, G (ed.), *Beiträge zur Geologie und Palaeontologie von Südamerika*, Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **8**, 5-116, pl. 1-5.
- Ure, D. 1793. *The History of Rutherglen and East-Kilbride*. Glasgow, vi + 334 pp., 21 pls.
- U.S. Geological Survey Geologic Names Committee. 2007. *Divisions of Geologic Time—Major Chronostratigraphic and Geochronologic Units*, 2 pp.
- Van Iten, H.T. 1987a. The mode of life of the Conulariida and its implications for conulariid affinities. *Abstracts with Programs - Geological Society of America*. **19** (7), p. 876.
- Van Iten, H.T. 1987b. Conulariid test microstructure and its phylogenetic significance. In: anonymous (ed.), *Geological Society of America, North-Central Section, 21st annual meeting*. Abstracts with Programs – Geological Society of America, Boulder, Colorado, **19** (4), p. 250.
- Van Iten, H.T. 1988. Morphology and phylogenetic significance of conulariid corners/midlines. In: anonymous (ed.), *Geological Society of America, 22nd annual meeting, North-Central Section; abstracts with programs*. Abstracts with Programs - Geological Society of America, (Boulder, Colorado), **20** (5), p. 393.
- Van Iten, H.T. 1989a. *Anatomy, life history, and evolutionary affinities of conulariids*. Ph. D. thesis Ann Arbor, University of Michigan, 215 pp. (Inédito).
- Van Iten, H.T. 1989b. Relic conulariid soft parts and their bearing on conulariid affinities. *Abstracts with Programs - Geological Society of America*, **21** (6), A287-A288.
- Van Iten, H.T. 1991a. Anatomy, patterns of occurrence, and nature of the conulariid schott. *Palaeontology*, **34** (4), 939-954.

- Van Iten, H.T. 1991b. Evolutionary affinities of the conulariids, 145-155. In: Simonetta, A.M. & Conway Morris, S., (ed.), *The Early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*. Cambridge University Press, Cambridge y New York, VII-IX + 296 pp.
- Van Iten, H.T. 1991c. Repositories of and additional comments on Permian sponge specimens containing molds of *Paraconularia*. *Journal of Paleontology*, **65** (2), 335-337.
- Van Iten, H.T. 1992a. Morphology and phylogenetic significance of the corners and midlines of the conulariid test. *Palaeontology*, **35** (2), 335-358.
- Van Iten, H.T. 1992b. Microstructure and growth of the conulariid test: implications for conulariid affinities. *Palaeontology*, **35** (2), 359-372.
- Van Iten, H.T. 1992c. Affinities and class-level systematics of the phylum Cnidaria. In: Lidgard, S. and Crane, P.R., (eds.), *Fifth North American Paleontological Convention*. Abstracts and Program, Paleontological Society Special Publication, **6**, 297.
- Van Iten, H.T. 1992d. Distribution and patterns of occurrence of conulariids in the Maquoketa Formation (Late Ordovician) of Northeast Iowa/ Southeast Minnesota. In anonymous (ed.): *Geological Society of America, North-Central Section, 26th annual meeting. Abstracts with Programs* – Geological Society of America, **24**(4), p. 69.
- Van Iten, H.T. 1994. Redescription of *Glyptoconularia gracilis* (Hall), an Ordovician conulariid from North America. In Landing, E. (ed.), *Studies in stratigraphy and paleontology in honor of Donald W. Fische*. Bulletin of the New York State Museum/ Geological Survey (1976), Albany, **481**, 363-366.
- Van Iten, H.T. & Cox, R.S. 1992. Conulariid corners and midlines. *Journal of Paleontology*, **34**, 939-954.
- Van Iten, H.T. & Cox, R.S. 1992b. Evidence of clonal budding in a radial cluster of *Paraconularia crustula* (White) (Pennsylvanian; Cnidaria?). *Lethaia*, **25** (4), 421-426.
- Van Iten, H.T., Fitzke, A. & Cox, R.S. 1996. Problematical fossil cnidarians from the Upper Ordovician of the north – central USA. *Journal of Paleontology*, **39** (4), 1037-1064.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Rodríguez, S.C., Simões, M.G. 2003. Reinterpretation of a vendian conulariid-like fossil of Russia. *Paleontologia em Destaque*, **44**, 34-35.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Rodríguez, S.C., Simões, M.G. 2005a. Reinterpretation of a vendian conulariid-like fossil of Russia. *Paleontology*, **48** (3), 619-622.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Rodrigues, S.C. & Guimaraes Simões, M. 2006a. New data on the anatomy of *Conularia multicostata* Cleland, 1911 (Middle Devonian, Iowa and Wisconsin). *Journal of Paleontology*, **80** (2), 392-395.
- Van Iten, H., Leme, J.M., Guimaraes Simões, M., Carlos Marques, A. & Collins, A.G. 2006b. Reassessment of the phylogenetic position of conulariids (?Ediacaran-Triassic) within the subphylum Medusozoa (Phylum Cnidaria). *Journal of Systematic Palaeontology*, **4** (2), 109-118.

- Van Iten, H.T. & Vyhlasová, Z. 2004. Conulariids. In: Webby, B.D., Paris, F., Droser, M.L. & Percival, I.G. (eds.), *The Great Ordovician Biodiversification Event*, Columbia University Press, New York, 119-123.
- Van Iten, H., Vyhlasová, Z., Zhu, M.Y. & Yi, Q. 2005b. Widespread occurrence of microscopic pores in conulariids. *Journal of Paleontology*, **79** (2), 400-407.
- Van Iten, H., Zhu, M.Y. & Collins, D. 2002. First report of *Sphenothallus* Hall, 1847 in the Middle Cambrian. *Journal of Paleontology*, **76** (5), 902,905.
- Van Iten, H.T., Zhu, Z.K. & Zhu, M.Y. 2000. Anatomy and systematics of the Devonian conulariids *Changshaconus* Zhu, 1985 and *Reticulaconularia* Babcock & Feldmann, 1986. *Acta Palaeontologica Sinica*, **39** (4), 466-475.
- Vanhöffen, E. 1892. *Die Akalephen der Plankton-Expedition*. Verlag von Lipsius & Tischer, Kiel, Leipzig, 28 pp., 4 pls.
- Vanhöffen, E. 1902. Die Acraspeden Medusen der Deutschen Tiefsee-Expedition. Tiefsee-Expedition 1898-1899. In: *Wiss. Ergebn. Deutsche Tiefsee-Expedition, Valdivia*, **3**, 3-52, pls. 1-12.
- Vanuxem, L. 1842. *Geology of New York. Survey of the Third Geological District*. Van Benthuyssen, C. (ed.), Albany y New York, **3**, 306 pp.
- Vorozhbitov A.M. & Alekseev, A.S. 1992. A new conularid from the Tournasian of Berghogur (Mugodzhary region). *Paleontological Journal*, **26**(3), 117-119. Traducido del ruso "Novaya konulariya iz turneyskikh otlozheniy Berchogura (Mugodzhary)". *Paleontologiceskij Zhurnal*, **3**, 94-96.
- Vyhlasová, Z. 2004a. Affinities of Ordovician conulariid faunas from Central Anti-Atlas (Morocco) and Barrandian area (Czech Republic). In: *The Palaeontological Association, 48th Annual Meeting, 17th–20th December 2004, University of Lille. Abstracts*, 47-48.
- Vyhlasová, Z. 2004b. Ordovician conulariid diversity in the periGondwana and Baltica regions – a summary with a special view to the Ordovician of Barrandian. In: *The Palaeontological Association, 48th Annual Meeting, 17th–20th December 2004, University of Lille. Abstracts*, p. 48.
- Waagen, W. 1891. Salt Range fossils. Geological Results. *Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica*, [8], Calcutta, **4** (13), 89-242.
- Walcott, C.D. 1876. Descriptions of new species of fossils from the Trenton limestone. *Annual Report of the New York State Museum*, **28**, 93-97
- Walcott, C.D. 1884. Paleontology of the Eureka District. *Monographs of the United States Geological Survey*, **8**, 298 pp.
- Walcott, C.D. 1885. Note on some Paleozoic pteropods. *America Journal of Science*, [3], **30** (175), 17-21.
- Walcott, C.D. 1886. Studies on the Cambrian Faunas of North America. *Bulletin of the United States Geological Survey*, **30**, 731-1095.

- Walcott, C.D. 1898. Fossil Medusae. *Monographs of the United States Geological Survey*, **30**, 1-201.
- Walther, J. 1908. *Geschichte der Erde und des Lebens*. Leipzig, iv + 570 pp.
- Waterhouse, J.B. 1979. Permian and Triassic conulariid species from New Zealand. *Journal of Royal Society of New Zealand*, **9** (4), 475-489.
- Waterhouse, J. B. & Briggs, D. J. C. 1986. Late Paleozoic Scyphozoa and Brachiopoda (Inarticulata, Strophomenida, Productida and Rhynchonellida) from the Southeast Bowen Basin, Australia. *Paleontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, **193** (1/4), 1-76, 15 pls.
- Watrous, L. E. & Wheeler, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, **30**, 1-11.
- Weller, S. 1925. A new type of Silurian worm. *Geological Journal*, **33**, 540-544.
- Werner, B. 1966. *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen Conulata. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **13**, 317-347.
- Werner, B. 1967a. *Stephanoscyphus* Allman (Scyphozoa, Coronatae), ein rezenter Vertreter der Conulata? *Paläontologische Zeitschrift*, **41**, 137-153.
- Werner, B. 1967b. Morphologie, Systematik und Lebensgeschichte von *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) sowie seine Bedeutung für die Evolution der Scyphozoa. *Zoologischer Anzeiger, Supplement*, **30**, 297-319.
- Werner, B. 1970. Contribution to the evolution of the genus *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) and ecology and regeneration qualities of *Stephanoscyphus racemosus*. *Publications of the Seto Marine Biology Laboratory*, **18**, 1-20.
- Werner, B. 1971. Neue Beiträge zur evolution der Scyphozoa und Cnidaria. *Acta Salmanticensia, Ciencias*, **36**, 223-244.
- Werner, B. 1973. New investigations on systematics and evolution of the class Scyphozoa and the phylum Cnidaria. *Seto Marine Biology Laboratory, Publications*, **20**, 35-61.
- Werner, B. 1974. *Stephanoscyphus eumedusoides* n. spec., ein Höhlenpolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **26**, 434-463.
- Werner, B. 1979. Coloniality in the Scyphozoa: Cnidaria. In: Larwood, G.P. & Rosen B.R., (eds.), *Biology and systematics of Colonial Organisms*, Special Publication of the Systematics Association, Academic Press, London, **11**, 81-104.
- Werner, B. & Hentschel, J. 1983. Apogamous life cycle of *Stephanoscyphus planulophorus*. *Marine Biology*, **74**, 301-304.
- White, C.A. 1880. *Fossils of the Indiana rocks. Annual Report of the Indiana Department of Statistics and Geology*, **2**, 471-552, pls. 1-11.

- Whiteman, A.J. 1971. "Cambro-Ordovician" Rocks of Al Jazair (Algeria) –a review. *The American Association of Petroleum Geologists*, 1295-1335.
- Wiman, C. 1894. *Conularia loculata* n. sp. Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala, **2** (1), 113-117.
- Wiman, C. 1895. Paläontologische Notizen. 1 und 2. *Bulletin of the Geological Institution of Upsala*, **3** (2), 109-117.
- Wiman, C. 1901/1902. Über die Borkholmer Schicht im Mittelbaltischen Silurgebiet. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*, **5** (2), 149-222.
- Wiman, C. 1903a. Paläontologische Notizen, 3-6. *Bulletin of the Geological Institution of Upsala*, **6**, 77-84.
- Wiman, C. 1903b. Studien über das Nordbaltische Silurgebiet. I. Olenellussandstein, Obolussandstein und Ceratopygeschiefer. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*, **11**, 12-76.
- Wiman, C. 1906/7. Studien über das Nordbaltische Silurgebiet. II. *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*, **8**, 73-168.
- Wiman, C. 1908. Studien über das Nordbaltische Silurgebiet. *Bulletin of the Geological Institution of Upsala*, **8** (15/16), 142.
- Winchell, A. 1871. Notice and Description of Fossils, from the Marshall Group of the Western States, with Notes on Fossils from Other Formations. *Proceedings of American Philosophical Society*, **11**, 245-260.
- Worthen, A.H. 1883. Description of some new species of fossil shells from the Lower Carboniferous limestones and Coal Measures of Illinois. *Geological Survey of Illinois*, **7**, 323-326.
- Xu, G.Y. & Li, F.L. 1979a. New conulariid genera and species in China. *Dizhi Xuebau*, **53** (2), 93-94. (En chino y resumen en inglés).
- Xu, G.Y. & Li, F.L. 1979b. New conulariid genera and species in China. *Acta Geológica Sínica*, **2**, 91-98. (En chino y resumen en inglés).
- Xu, G.Y. & Li, F.L. 1985. Discovery of conulariid fossils from Xizang (Tibet), Hunan and Guizhou Province, China. *Journal of Wuhan College of Geology, Earth Science*, **10**, 89-95. (En chino).
- Yalcinlar, I. 1955. Note preliminaire sur les schistes à Graptolithes du Silurien decouvertes près d'Istanbul. *Review Geogaphic Institution of University Istanbul*, **2**, 167-172.
- Yochelson, E.L. 1991. Problematica – incertae sedis, p. 287-296. In: Simonetta, A.M. and Conway Morris, S. (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*, Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, vii-ix + 296 pp.
- Yue, Z. & Bengtson, S. 1999. Embryonic and post-embryonic development of the Early Cambrian *Olivoooides*. *Lethaia*, **32**, 181-195.

- Želízko, J.V. 1900. Über einen neuen Fossilienfundort im mittelböhmisches Untersilur. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1900** (3), 85-93.
- Želízko, J.V. 1901. Einige neue Beiträge zur Kenntnis der Fauna des mittelböhmisches Untersilurs. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1901** (9), 225-233.
- Želízko, J.V. 1902. Weitere neue Beiträge zur Kenntnis der Fauna des böhmischen Untersilurs. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1902** (2), 61-66.
- Želízko, J.V. 1903. Über das neue Vorkommen einer untersilurischen Fauna bei Lhotka (Mittelböhmen). *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1903** (3), 61-65.
- Želízko, J.V. 1905. Neue Beiträge zur Kenntniss der Fauna der Etage Dd1Y des mittelböhmisches Silur. *Königlichen-böhemischen Gesellschaft der Wissenschaften, Sitzungsberichte*, **1905** (11), 7 pp.
- Želízko, J.V. 1906a. Über das erste Vorkommen von *Conularia* in den Krusná hora-Schichten (D-d1α) in Böhmen. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1906** (4), 127-130.
- Želízko, J.V. 1906b. Geologicko-palaeontologické pomery nejbližšího okolí Rozmitálu. *Rozpravy České Akademie II*, **15** (42), 26 pp., 2 pls.
- Želízko, J.V. 1907a. Zur Palaeontologie der untersilurischen Schichten in der Gegend zwischen Pilsen u. Rokycan. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1907** (16), 378-382.
- Želízko, J.V. 1907b. Untersilurische Fauna von Sárka bei Prag. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1907** (8), 216-220.
- Želízko, J.V. 1909a. Faunistische Verhältnisse der untersilurischen Schichten bei Pilsenetz in Böhmen. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1909** (3), 63-67.
- Želízko, J.V. 1909b. Vorläufiger Bericht über einige neue Pteropoden des älteren Palaeozoicums Mittelböhmen. Böhmen. *Verhandlungen für Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **1909** (16), 4 pp.
- Želízko, J.V. 1911a. Zwei neue Conularien aus dem älteren Paläozoikum von Böhmen. *Jahrbuch für Kaiserlich-Königlichen geologischen Reichsanstalt*, **61** (1), 116-118, pl. 9.
- Želízko, J.V. 1911b. Neue Pteropoden des älteren Paläozoikum Mittelböhmen. Kaiserlich-Königlichen geologischen Reichsanstalt. *Jahrbuch für Kaiserlich-Königlichen geologischen Reichsanstalt*, **61** (1), 41-52, pls. 3-4.
- Želízko, J.V. 1913. Zwei neue Conularien aus dem älteren Paläozoikum von Böhmen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1**, 116-118, pl. 9.

- Želízko, J.V. 1918. Záhadný pteropod v spodním siluru u Karýzku (Problematischer Pteropode aus dem unteren Silur von K.). *Casopis Národního musea. Oddíl přírodovědný*, **92** (4), 177-180.
- Želízko, J.V. 1921. Äquivalente der untersilurischen Euloma-Niobe-Tauna bei Plzenec in Böhmen. *Videnskapselskapets Skrifter*, **2** (10), 27 pp., 5 pls.
- Zhang S.-X. 1977. *Sinoconularia* (New Genus) from Qomolangma Region. In: *Reports of Scientific Expedition in Qomolangma Region (1966-1968)*, Paleontology, Science Press, Beijing, **3**, 211-214. (En chino).
- Zhu, Z.K. 1985. New materials of Devonian and Permian conulariids from China. *Acta Paleontologica Sinica* (= *Gushengwu Xuebau*), **25** (5), 528-538. (En chino y resumen en inglés)
- Zhuravleva, I. T. 1970. Marine faunas and Lower Cambrian stratigraphy. *American Journal of Science*, **269**, 417-445.
- Zittel, K.A. von. 1887. Mollusca et Arthropoda. In: *Paléozoologie*, tome II, *Traité de Paléontologie*, Traduit par Charles Barrois, O. Doin et R. Oldenbourg, (éds.), Paris, Munich et Leipzig, **2** (1), 897 pp.
- Zittel, K.A. von. 1924. *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). I. Invertebrata*. (6ª ed.), München, Berlin, viii + 733 pp.
- Zittel, K.A. von. 1927. *Text-book of Paleontology*. Eastman C.R. (ed.), MacMillan and limited Company & Co. limited, (2nd ed. revised and enlarged), London, **1**, 839 pp.



Apéndice 1:
Terminología morfológica y
equivalencias en otros idiomas

Apéndice 1: Terminología morfológica y equivalencias en otros idiomas

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Abertura	Aperture Mouth	Ouverture Bouche	Schalenmündung	Mynningen	Apertura	Abertura
Ápice	Apex Summit	Apex Sommet	Spitze	Spets	Vrchol skorápký	Ápice
Arista	Angle Corner angle	Angle dièdre Arête Angle	Pyramidenecke Pyramidenkante Seitenkante	Pyramidkanterna Sidokanter	Hrana	Aresta
Ángulo apical	Apex angle Apical angle	Angle du sommet Angle apical	Seitenwinkel Spitzenwinkel Lumenwinkel	Divergensvinkel mellan Spetsvinkliga	Vrcholový úhel	Ângulo apical
Ángulo intercostal	Angle at the midline	Angle par les cordes des arcs des côtes	Skulturfächenwinkel Rippengelenkungs wirbel Rippenverbindungs winkel	Tvärlisters böjda under en vinkel	Úhel sevřený tětivami přímých žeber v mediáně	Ângulo à linha meio
Cara	Face Facet	Face	Seite	Sidan	Stěna	Face
Carena	Carina Thickening	Carène	Kantenleiste Neckerei	Carena	Kýlový	Carena

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Cavidad interna	Central cavity Body cavity	Dépôt organique	Schalenhohlraum	Central hålighet	Hlavní dutina	Cavidade central
Cierre lobulado	Lobate lappet type of closure	Fermeture du type lobe	Lappenklappenverschl uss	Flikig typ av stängning	Uzávěr typ laločnatý	Tipo de fechamento através de terminação de lóbulo
Cierre plegado	Plicated type closure	Fermeture du type courbée	Faltklappenverschl uss	Böjd typ av stängning	Uzávěr typ skládací	Tipo de fechamento de tipo dobrado
Cierre triangular	Triangular lappet type of closure	Fermeture du type triangulaire	Dreiecksklappenver schluss	Triangulär typ av stängning	Uzávěr typ trojúhelníkový	Tipo de fechamento através de terminação triangular
Conexión en arco gótico	Gothic arch style	Style de la voûte Gothique	Spitzbogenförmige Gelenkung Spitzbogenförmige Verbindung	Gotisk valv stil	Styl gotika vyklenutí	Articulação tipo gótico
Conexión en arco gótico flexionado	Inflected gothic arch style	Style de la voûte gothique fléchi	Geschweift- spitzbogenförmige Gelenkung Geschweift- spitzbogenförmige Verbindung	Böjt gotisk valv stil	Styl zahnutý gotika vyklenutí	Articulação tipo gótico curvo

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Conexión en curva angulosa	Angulated circular curve style	Style de la courbe circulaire anguleux	Gebrochen-rundbogenförmige Gelenkung Gebrochen-rundbogenförmige Verbindung	Vinklad cirkulär stil	Styl úhlový kýlový	Articulação tipo circular curva
Conexión en curva flexionada	Inflected circular curve style	Style de la courbe circulaire flechi	Rundbogenförmige Gelenkung Rundbogenförmige Verbindung	Böjd cirkulär stil	Styl ohnutý kýlový	Articulação tipo circular sinuoso
Constricción	Constriction	Resserrement	Einschnürung	Sammandragning	Konstrikce	Constricção
Costilla longitudinal	Longitudinal rib Longitudinal crest	Côte longitudinale Costule longitudinale Crête longitudinale Längsskultur	Längsskulptur Längsrippe	Längsgående linjer Tvärribbor	Podélná žebra Příčná žebra	Costela longitudinal
Costilla transversal	Rod Transverse costa Transverse ridge	Côte transversale Crête transversale Transversim plicata Pli transverse	Quer-Streife Querrippe Rippe	Gallerformiga Tvärlister Tvärrader Tvärgående striering	Příčný hřeben	Cordão

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Cresta intercostal	Bar Interridge crest Interspace ridge Rod-crest Spine	Petit crête coupent crêtes transversales	Zwischenrippenleiste Zwischenrippenleis tchen	Taggar	Mezižebení hřbet	Crista
Cresta intercostal adabertural	Adapertural crest Adapertural spine	Crête adapertural	Zur Schalenöffnung gerichtete Zwischenrippenleiste	Bergskam mot öppning	Mezižebení hřbet ku apertura	Adabertural crista
Cresta intercostal adapical	Adapical crest Adapical spine	Crête adapical	Zur Schalenspitze gerichtete Zwischenrippenleiste	Bergskam mot spets	Mezižebení hřbet ku vrchol	Adapical crista
Cresta septal	Septal ridge	Crête septal	Septalleiste Septalgrat	Septal kant	Septal hřeben	Septo reto
Crestas septales pares	Paired septal ridges	Crêtes septal deux par deux	Paarige Septalleisten	Parig septal kant	Pár septal hřebeny	Cumes septal emparelhados
Elemento axial	Axial element	Élément axial	Axiales Element Achsenelement	Axiell grundämne	Axiální element	Elemento axial
Espacio intercostal	Intercostal area Intercostal space Interridge area Interrod area	Région intercostale	Interspace-Grate Zwischeraum Rippenzwischenraum	Begrava kant utrymme	Mezižebení rozloha	Intercostal área

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Inclinación de las costillas transversales	Rod angle	Angle de la côte	Skulpturkantenwinkel	Stång vinkel	Výhonek stanovisko	Ângulo de barra
Interespaño	Interspace	Interspace	Zwischenraum	Mellanrum	Intermísto	Interespaço
Línea accesoria	Accessory line	Ligne accessoire	Seitenlinie	Tillbehörsrad i Segmentallinje	Sekundární stěnová linie	Linha adicional
Línea accesoria en cresta	Accessory line in crest	Crête segmental accessoire	Seitenleiste	Tillbehörsrad i bergskam Segmentallinje	Sekundární stěnová linie hřeben	Dobra na Linha adicional
Línea accesoria en surco	Accessory line in furrow	Sillon segmental accessoire	Seitenfurche	Tillbehörsrad i fåra Segmentallinje	Sekundární stěnová linie vráska	Sulco na Linha adicional
Línea media	Facial midline Median line Mid-line	Ligne médiane	Mittellinie Segmentallinie	Medellinje Mittlinje Segmentallinje	Hlavní stěnová linie	Linha mediana
Línea media en cresta	Facial crest	Crête segmental principal à médiane	Segmentalleiste Segmentalkamm	Ansikts- bergskam segmentallist	Hlavní stěnová linie hřeben	Dobra externa na linha mediana

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Línea media en surco	Facial groove Median longitudinal groove	Sillon segmental principal à médiane Sillon longitudinal median Sillon médiane	Segmentalfurche Längsverlaufende Segmentalfurche	Insidans segmentallist	Hlavní stěnová linie vráska	Sulco na linha mediana
Línea secundaria	Secondary longitudinal line	Ligne segmentale secondaire	Nebenlinie Längsverlaufende Nebenlinie	Sekundär längsgående rad segmentallist	Vedlejší stěnová linie	Linha longitudinal secundária
Línea secundaria en cresta	Secondary facial crest	Crête segmental secondaire	Nebenkamm	Sekundär ansikts-bergskam segmentallist	Vedlejší stěnová linie hřeben	Dobra na linha longitudinal secundária
Línea secundaria en surco	Secondary facial groove	Sillon segmental secondaire	Nebenfurche	Sekundär ansiktsrännna segmentallist	Vedlejší stěnová linie vráska	Sulco na linha longitudinal secundária
Margen de la terminación abertural	Apertural margin	Marge d'ouverture	Schalenrand	Marginal vid öppning	Apertural záloha	Margem de abertura
Masa globular	Globular body	Masse globulaire	Kugelförmige Masse	Klotformig massa	Kulovitý masa	Massa globular
Sección transversal	Cross section Transverse section	Coupe transversale Section transverse	Querschnitt	Tvårsnitt Genomskärning	Příčný oddělení	Seção transversal

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Septo	Septum Carina midline	Septe	Septale Gebilde Septalkamm Septum	Septum Diafragmor	Septum	Septo
Septo bifurcado distalmente	Bifurcating septum	Bifurquant septe	Distal gegabeltes Septum	Dela i två grenar, septum	Bifurkace septum	Septo bifurcado
Surco angular	Coner furrow Corner groove Corner sulcus Longitudinal sulcus Marginal groove	Rainure sur arête Rainura sur angle diedre Sillon angulaire Sillon marginal Sillon près de l'arête	Kantenfurche	Kantfårorna Kanttrännan	Marginální rýha	Sulco da aresta
Surco intercostal	Interspace furrow Interridge furrow Transverse furrow	Sillon intercostale	Furche zwischen den Rippen Zwischenrippenfurche	Tvåfåror	Intermístovráška	Sulco na interespaço
Tabique apical	Apical diaphragm Apical septum Apical wall Septum Schott Transverse diaphragm	Cloison apicale	Schott Querboden in der Gehäusespitze	Mellangärde vid spets	Přepážka	Schott

ESPAÑOL	INGLÉS	FRANCÉS	ALEMÁN	SUECO	CHECO	PORTUGUÉS
Tallo	Stalk	Tige	Stiel	Stjälk	Stéblo	Talo
Terminación abertural	Adapertural extension Apertural end Apertural flap Apertural lappet Apertural termination Lobe	Bord de l'ouverture Lobe Lobe appartenant à l'ouverture	Klappe Lappe Mündungsklappe Verschlussklappen Verschlussklappe am Gehäuseende	Mynningsflikar	Ústní trojúhelníkovitý lalok	Abertural terminam
Tubérculo	Granule Node Pustule Tubercle	Bouton Perle Tubercule	Knötche	Finne Tuberkulös	Nádor	Node Tubérculo



Apéndice 2:
Distribución cronológica por
yacimientos de los conuláridos
de The Natural History
Museum de Londres

Apéndice 2: Distribución cronológica
por yacimientos en los conuláridos de
The Natural History Museum de
Londres

Estos yacimientos se especifican con el mayor detalle posible (tabla 15), pero en algunos casos no se ha podido, como el conulárido del Devónico de España, en el que no se cita ni capa estratigráfica, ni localidad. Cuando la única información estratigráfica que se tiene es el período, figuran al principio del listado de yacimientos de ese período citado y no están representados en la tabla cronoestratigráfica.

El número en el que aparecen es cronológico, de más antiguo a más moderno (1-165), que es el utilizado en la representación gráfica. Nótese que algunos yacimientos aparecen en varias épocas, como el de Balclatchie en el Ordovícico Medio y en el Superior. El número que aparece a la derecha se refiere al número mínimo de especies que hay en cada yacimiento.

	número mínimo de especies
1. Krekling, Oslo (Noruega) → Cámbrico Superior	1
2. Hovedön, Oslo (Noruega) → Ordovícico	1
3. Bodabacken, Dalercalia (Suecia) → Ordovícico	1
4. Nanty Caios, Carmarthen (Gales) → Tremadociense, Ordovícico Inferior	1
5. Garth, Carnavonshire (Gales) → Tremadociense, Ordovícico Inferior	1
6. Tu-Hynt-Yr-Bwlch, Carnarvonshire (Gales) → Tremadociense, Ordovícico Inferior	1
7. Le Foulon, Landeyron Valley, Hérault (Francia) → Floiense, Ordovícico Inferior	1
8. Dwyros Farm, Carnarvonshire (Gales) → Floiense, Ordovícico Inferior	1
9. Oddalem, SO de Kegel (Estonia) → Ordovícico Medio	1
10. Balclatchie, Girvan, Ayrshire (Escocia) → Ordovícico Medio y Superior	3
11. Craighead, Girvan, Ayrshire (Escocia) → Ordovícico Medio	3
12. Pump House Hotel, Llandrindod Wells, condado de Powys (Gales) → Ordovícico Medio	1
13. St. David's, Pembrokeshire (Gales) → Ordovícico Medio	1
14. Shelve, Shropshire (Inglaterra) → Ordovícico Medio	1
15. Ritton Castle, Shropshire (Inglaterra) → Ordovícico Medio	1
16. Osek (= Vosek), en las proximidades de Rokytzan (República Checa) → Ordovícico Medio	1
17. Karýzek (República Checa) → Ordovícico Medio	1
18. Halterstad, Öland (Suecia) → Ordovícico Medio	1
19. Rabeck, Öland (Suecia) → Ordovícico Medio	1

20. Manitoulin, Ontario (Canadá) ➔ Ordovícico Superior	1
21. Calborne, Ontario (Canadá) ➔ Ordovícico Superior	1
22. Belleville, Ontario (Canadá) ➔ Ordovícico Superior	1
23. Peterborough, Ontario (Canadá) ➔ Ordovícico Superior	1
24. Montmorency, Québec (Canadá) ➔ Ordovícico Superior	1
25. May, Calvados (Normandía, Francia) ➔ Ordovícico Superior	1
26. Craighead Quarry, Girvan, Ayrshire (Escocia) ➔ Ordovícico Superior	1
27. Blaendiam, Merionethshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
28. Bwlch-y-gasey, Merionethshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	3
29. Llangolli, Denbighshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
30. Nantyr, Denbighshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
31. Acton Scott, Shropshire (Inglaterra) ➔ Ordovícico Superior	1
32. Horderley, Shropshire (Inglaterra) ➔ Ordovícico Superior	1
33. River Onny, Shropshire (Inglaterra) ➔ Ordovícico Superior y puede en el Wenlock	3
34. Gretton, Northamptonshire (Inglaterra) ➔ Ordovícico Superior	2
35. Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa) ➔ Ordovícico Superior	3
36. Veselá (= Wesela) (República Checa) ➔ Ordovícico Superior	3
37. Lodénice (= Lodenitz) (República Checa) ➔ Ordovícico Superior	3
38. Nucice (" Vinice") (República Checa) ➔ Ordovícico Superior	1
39. Zahořany (= Zahorzan) (República Checa) ➔ Ordovícico Superior	2
40. Vráž (= Wraž) (República Checa) ➔ Ordovícico Superior	2
41. Winice, Trubín (= Trubín) (República Checa) ➔ Ordovícico Superior	1
42. Dean, entre Derik y Mardin (Turquía) ➔ Ordovícico Superior	1
43. Dow Hill, Girvan, Ayrshire (Escocia) ➔ Ordovícico Superior	2
44. Ardmillan, Girvan, Ayrshire (Escocia) ➔ Ordovícico Superior	2
45. Thraive Farm, Girvan, Ayrshire (Escocia) ➔ Ordovícico Superior	2
46. Thraive Glen, Girvan, Ayrshire (Escocia) ➔ Ordovícico Superior	9
47. Whitehouse Bay, Girvan, Ayrshire (Escocia) ➔ Ordovícico Superior	1
48. Graig Wen, Montgomeryshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
49. Llanfyllin, Montgomeryshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
50. Merford, Montgomeryshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
51. Blaendinan, Merionethshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
52. Cynwyd, Merionethshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
53. Cerigcoedog, Denbighshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1
54. Pont Hafodgynfor, Denbighshire (Gales) ➔ Ordovícico Superior	1

55. Lauzon, Québec (Canadá) → Silúrico	1
56. Nantglyn, Denbighshire (Gales) → Silúrico	2
57. Val Mourai, Serra de Bussaco (Portugal) → Silúrico	1
58. Sedlec (= Sedletz) (República Checa) → Silúrico	2
59. St. Ivan (= Sv. Jan) (República Checa) → Silúrico	1
60. Visby, Gotland (Suecia) → Silúrico	1
61. Mulloch Hill, Girvan, Ayrshire (Escocia) → Llandovery	1
62. Penkill, Girvan, Ayrshire (Escocia) → Llandovery	1
63. Wooland Point, Girvan, Ayrshire (Escocia) → Llandovery	3
64. Norbury, Shropshire (Inglaterra) → Llandovery	1
65. Buildwas Bridge, Shropshire (Inglaterra) → Wenlock	3
66. Fronbridge, Shropshire (Inglaterra) → Wenlock	1
67. May Hill, Gloucestershire (Inglaterra) → Wenlock	1
68. Malvern, Worcestershire (Inglaterra) → Wenlock	1
69. Purlieu Lane, Worcestershire (Inglaterra) → Wenlock	1
70. Ledbury, Herefordshire (Inglaterra) → Wenlock	4
71. Deerhope, Pentland Hills (Escocia) → Ludlow	1
72. Church Hill, Herefordshire (Inglaterra) → Ludlow	1
73. Leintwardine, Herefordshire (Inglaterra) → Ludlow	1
74. Aldon, Shropshire (Inglaterra) → Ludlow	1
75. Ludlow, Shropshire (Inglaterra) → Ludlow y puede en el Wenlock	2
76. Mocktree, Shropshire (Inglaterra) → Ludlow	1
77. Sheldenton, Shropshire (Inglaterra) → Ludlow	1
78. Usk, Monmouthshire (Gales) → Ludlow	1
79. Benson Knot, Westmoreland (Inglaterra) → Ludlow	1
80. Collingfield, Westmoreland (Inglaterra) → Ludlow	1
81. Lockport (Nueva York) → Ludlow	1
82. Dundas (Ontario) → Ludlow	1
83. Grimsby (Ontario) → Ludlow	1
84. Rockwood (Ontario) → Ludlow	1
85. Pragowric, en Montes de la Santa Cruz (Polonia) → Ludlow	1

86. Dudley, Worcestershire (Inglaterra) → Wenlock y Prídoli	6
87. Kentucky → Prídoli	1
88. España → Devónico	1
89. Constatine Bay, Cornwall (Inglaterra) → Devónico	1
90. Port Arthur Cone Padshow, Cornwall (Inglaterra) → Devónico	1
91. Second Range Cascade Mts (EE.UU.) → Devónico	1
92. Fox Bay (Islas Malvinas) → Devónico	1
93. Guesboom R. Hottenberg Bay (Sudáfrica) → Devónico	1
94. St. Francis Bay, Cabo de Buena Esperanza (Sudáfrica) → Devónico	1
95. Gemünden, Hünsruck (Alemania) → Devónico Inferior	1
96. Bundenbach, Hünsruck (Alemania) → Devónico Inferior	2
97. Winterberg, Harz (Alemania) → Devónico Inferior y Superior	2
98. Icla, Chuquisaca (Bolivia) → Devónico Inferior	1
99. Kosor (= Kozorz) (República Checa) → Devónico Inferior	1
100. Kosov (República Checa) → Devónico Inferior	1
101. Radotin (República Checa) → Devónico Inferior	1
102. Konéprusy (= Konieprus) (República Checa) → Devónico Inferior	1
103. Hlubocepy (República Checa) → Devónico Inferior y Medio	1
104. Snorgerka (República Checa) → Devónico Inferior	1
105. Cedarberg (Sudáfrica) → Devónico Inferior	1
106. Hex River (Sudáfrica) → Devónico Inferior	1
107. Gerolstein, Eifel (Alemania) → Devónico Medio	1
108. Padshow, Cornwall (Inglaterra) → Devónico Medio	1
109. Cazenovia, Madison (Nueva York) → Devónico Medio	1
110. Schoharie (Nueva York) → Devónico Medio	1
111. Grund, Harz (Alemania) → Devónico Superior	1
112. Anchor Wood, Devonshire (Inglaterra) → Devónico Superior	1
113. Frankmarsh, Devonshire (Inglaterra) → Devónico Superior	1
114. Parc de M. Van Zuylen, Argentean, Liége (Bélgica) → Carbonífero	1
115. Big Rock, Nueva Escocia (Canadá) → Carbonífero	1

116. Branxton, Nueva Gales del Sur (Australia) → Carbonífero-Pérmico	1
117. Maitland, Nueva Gales del Sur (Australia) → Carbonífero-Pérmico	1
118. Stony Creek, Nueva Gales del Sur (Australia) → Carbonífero-Pérmico	2
119. Mountain Pine Ridge (Belice) → Carbonífero-Pérmico	1
120. Crawfordsville (Indiana) → Mississippense Inferior	3
121. Farlow, Shropshire (Inglaterra) → Mississippense Inferior	3
122. Oretton, Shropshire (Inglaterra) → Mississippense Inferior	1
123. Bolland, Yorkshire (Inglaterra) → Mississippense Inferior	2
124. Tournay (Bélgica) → Mississippense Inferior	1
125. Carluke, Lanarkshire (Escocia) → Mississippense Inferior	1
126. Billingham, Durham (Inglaterra) → Mississippense Inferior	1
127. Thorneybank, Renfrewshire (Escocia) → Mississippense Inferior	1
128. Thornliebank, Renfrewshire (Escocia) → Mississippense Inferior	1
129. Castleton, Derbyshire (Inglaterra) → Mississippense Inferior	1
130. Visé (Bélgica) → Mississippense Inferior	1
131. Congleton Edge, Cheshire (Inglaterra) → Mississippense Medio ?	1
132. Hazel Hill Quarry Puddlebrook, Gloucester (Inglaterra) → Mississippense Medio ?	1
133. Redesdale, Northumberland (Inglaterra) → Mississippense Medio ?	1
134. Ribbleshead, Yorkshire (Inglaterra) → Mississippense Medio ?	1
135. Hodder, cerca de Stonyhurst, Lancashire (Inglaterra) → Mississippense Medio ?	1
136. Carrigaline, Cork (Irlanda) → Mississippense Medio ?	1
137. Dublín (Irlanda) → Mississippense Medio ?	1
138. Ellettsville, Monroe (Indiana) → Mississippense Medio ?	1
139. Far House Barn, cerca de Settle, Yorkshire (Inglaterra) → Mississippense Medio ?	1
140. Gut of Canso, Nueva Escocia (Canadá) → Mississippense Medio ?	1
141. Little Island, Cork (Irlanda) → Mississippense Medio ?	1
142. Middleton, Cork (Irlanda) → Mississippense Medio ?	1
143. Codden Hill, Devonshire (Inglaterra) → Mississippense Medio	1
144. Floyd (Indiana) → Mississippense Medio	1
145. Terranova (Canadá) → Mississippense Medio	1
146. Eccup, Yorkshire (Inglaterra) → Mississippense Superior?	1
147. Etie, Fifeshire (Escocia) → Mississippense Superior	1
148. Perdross, Fifeshire (Escocia) → Mississippense Superior	1
149. Eskdale, Dumfriesshire (Escocia) → Mississippense Superior	2

150. Eskdale, Cumberland (Inglaterra) → Mississippense Superior	2
151. Glencartholm, Dumfriesshire (Escocia) → Mississippense Superior	3
152. Wyandotte, Ottawa (Oklahoma) → Mississippense Superior	1
153. Modeley, Shropshire (Inglaterra) → Pennsylvaniense Medio ?	1
154. Keswick, Westmorland (Inglaterra) → Pennsylvaniense Medio ?	1
155. Bewdley, Worcestershire (Inglaterra) → Pennsylvaniense Medio ?	1
156. Martley, Worcestershire (Inglaterra) → Pennsylvaniense Medio ?	1
157. Graham (Texas) → Pennsylvaniense Medio ?	2
158. Holdenville (Oklahoma) → Pennsylvaniense Medio ?	1
159. Coalbrookdale, Shropshire (Inglaterra) → Pennsylvaniense Medio	1
160. Illawarra, Nueva Gales del Sur (Australia) → Pérmico	1
161. Ravenswood, Nueva Gales del Sur (Australia) → Cisuraliense	2
162. Raymond Terrace, Nueva Gales del Sur (Australia) → Cisuraliense	1
163. Baitungan, Kamishla (Rusia) → Lopingiense	1
164. Budleigh - Salterton, Devonshire (Inglaterra) → Triásico (T. Inferior) reelaborado del Ordovícico Superior	2
165. Otamita, Hokonui Hills (Nueva Zelanda) → Triásico (T. Superior)	1

Mesozoico	Triásico	Superior	165				
		Medio					
		Inferior					
Paleozoico	Pérmico	Lopingiense	163				
		Guadalupense					
		Cisuraliense	161 - 162				
	Carbonífero	Superior					
		Medio	153-158 ? 159				
		Inferior					
		Superior	146 ? 147-152				
		Medio	131-142 ? 143-145				
		Inferior	120-130				
	Devónico	Superior	97	111 - 113			
		Medio	107 - 110				
		Inferior	95 - 106				
	Silúrico	Pridoli	86 - 87				
		Ludlow	71 - 85				
		Wenlock	33 ?	65 - 70	75 ?	86	
		Llandovery	61 - 64				
		Superior	10	20 - 42	43 - 54	164	
	Ordovícico	Medio	9 - 19				
		Inferior	4	5	6	7	8
	Cámbrico	Superior	1				
		Medio					
		Inferior					

Tabla 15. Distribución cronológica de los 165 yacimientos de conuláridos en la colección de *The Natural History Museum* de Londres



Apéndice 3:
Mapa del mundo con la
distribución de los yacimientos
de los conuláridos

Apéndice 3: Mapa del mundo con la distribución de los yacimientos de conuláridos

Este mapa (figura 64) indica las regiones generales en las que hay conuláridos, distinguiendo las que están representadas en el NHM. Algunos de los puntos pueden representar más de diez yacimientos como ocurre en Gales o en Inglaterra.

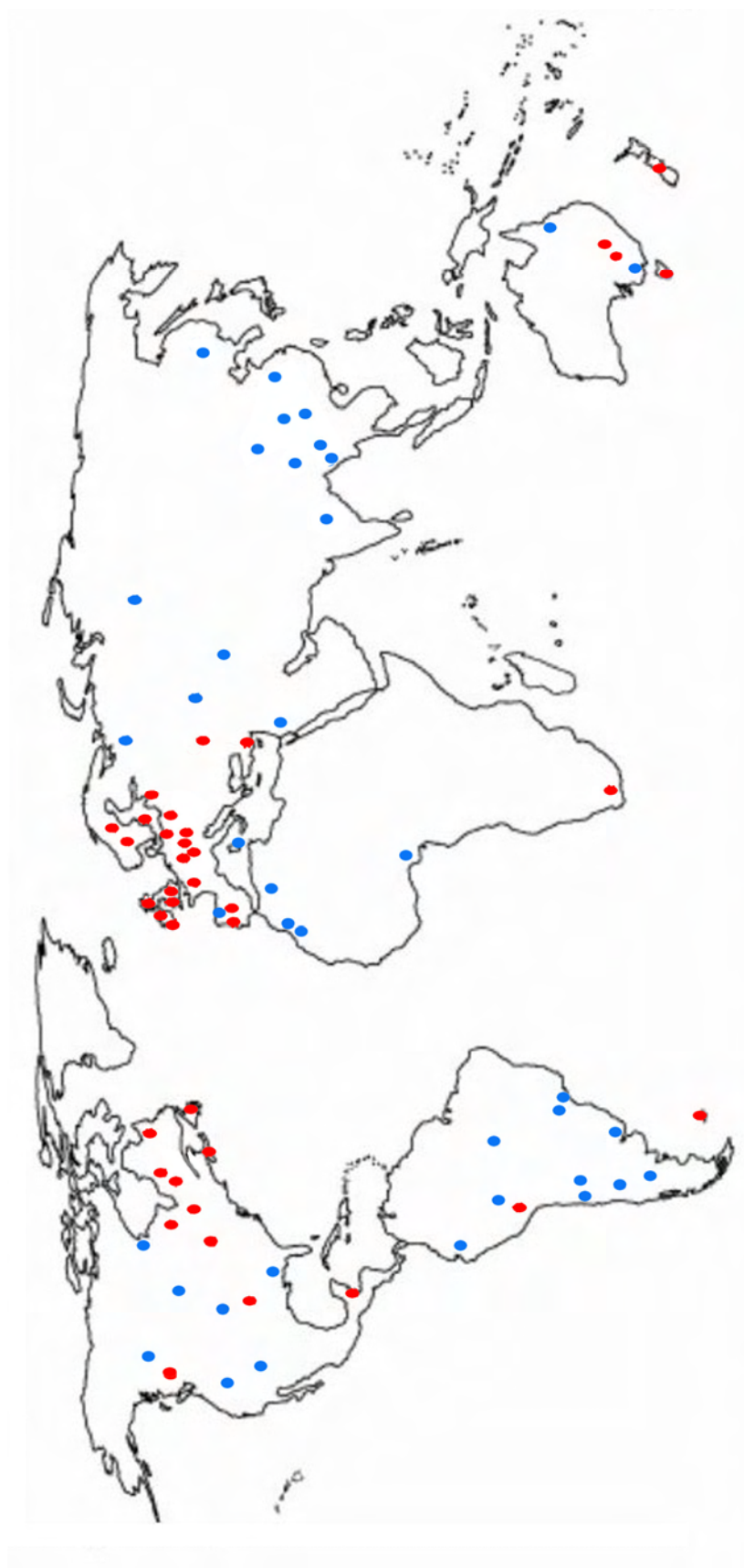


Figura 64. Mapa del mundo con la distribución de los yacimientos de conuláridos de The Natural History Museum de Londres (●); resto de yacimientos que no están representados en dicho Museo (●)



Apéndice 4:
Conuláridos en la colección
del Museo de Ciencias
Naturales (CSIC)

Apéndice 4: Conuláridos en la colección del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC)

Apéndice 5- Conuláridos de la colección del MNCN (CSIC)

La colección de conuláridos que hay en el Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN) de Madrid, consta de 43 ejemplares de origen principalmente castellano-manchego y del período Ordovícico. Es hasta la fecha la colección más grande conuláridos en España.

La autora estudió esta colección cuando sólo figuraban 14 especímenes, pero, en los últimos meses se ha reinventariado parte del material de invertebrados fósiles, a cargo de la conservadora Celia Santos, y se han encontrado 27 ejemplares más de conuláridos en los fondos del Museo, que citaremos a continuación y que espero estudiar detalladamente en un futuro. Por tanto, estos ejemplares están sin determinar y el número de géneros y especies de la colección es casi el mismo que en el estudio que realicé recientemente (Sendino, 2007). La única variación es en los géneros, ya que según se puede ver en el apartado de *Descripción sistemática*, el género *Exoconularia* Sinclair, 1952 pasa a ser sinónimo de *Metaconularia* Foerste, 1928. Concluyendo, esta colección hasta un estudio más pomenorizado consta de tres géneros (*Archaeoconularia* Bouček, 1939, *Metaconularia* Foerste, 1928 y *Pseudoconularia* Bouček, 1939) y seis especies (*A. fecunda* [Barrande, 1867], *M. exquisita* [Barrande, 1867], *M. pyramidata* [Hoeninghaus, 1832], *P. nobilis* [Barrande, 1867], *P. klouceki* [Bouček, 1928] y *M. cf. imperialis* [Barrande, 1867]).

Procedencia y fecha de adquisición

Sólo hay constancia de la fecha de adquisición de 17 de estos ejemplares, que empezaron a formar parte de la colección desde 1934 hasta el año 2007 que ingresaron dos más. Dentro de este material hay dos especímenes con valor histórico, de los fondos de las colecciones de José Royo Gómez, Joaquín Gómez de Llanera y Gabriel Martín Cardoso, con entrada en 1934, bajo la dirección de Ignacio Bolívar, y uno de los mismos figura dentro del tratamiento del *Proyecto Royo Gómez*. También hay que destacar los 12 ejemplares donados por el paleontólogo Ángel Montero en 1989, y el obtenido por intercambio con el intercambio con el *The Comptoir Géologique de Paris*.

Los especímenes de los que no se tiene información se debe a la larga y azarosa historia de la colección de invertebrados del MNCN (Diéguez & Montero, 1997) que repercute directamente, en la mayoría de ellos, en la falta de registro estratigráfico. Así, probablemente, de los tres ejemplares sin registro estratigráfico, ni geográfico, pueden proceder de campañas de investigación, o donaciones o intercambios con otros países como la República Checa a juzgar por la especie que es.

Distribución estratigráfica y geográfica, y diversidad taxonómica

El registro estratigráfico de esta colección abarca desde el Ordovícico Medio (actual tercer piso del Ordovícico), hasta el Silúrico. Pero teniendo en cuenta la base de datos de esta colección, hay diez especímenes (todos con la sigla I-18871) del Paleógeno de San Vicente de la Barquera, seguramente reelaborado, al igual que aparece en otros grupos (foraminíferos) de esta capa y región española (Serra-Kiel *et al.*, 1999). Se reparten acorde al cuadro siguiente:

Período	Número de ejemplares
Desconocida	3
Desconocida reelaborado, aparece en el Paleógeno	10
Silúrico	1
Ordovícico	29

Y dentro del Ordovícico se reparten entre el Ordovícico Medio (23) y el Superior (2) (los dos ejemplares restantes son de época desconocida).

Respecto a su distribución geográfica proceden de al menos 15 yacimientos, de los que 11 son españoles (dominio Ibérica), uno francés (Armórica) y otro americano (Laurencia). Por lo que la mayoría de la muestra es española, a excepción de un ejemplar francés y dos de EE.UU. (figura 65).

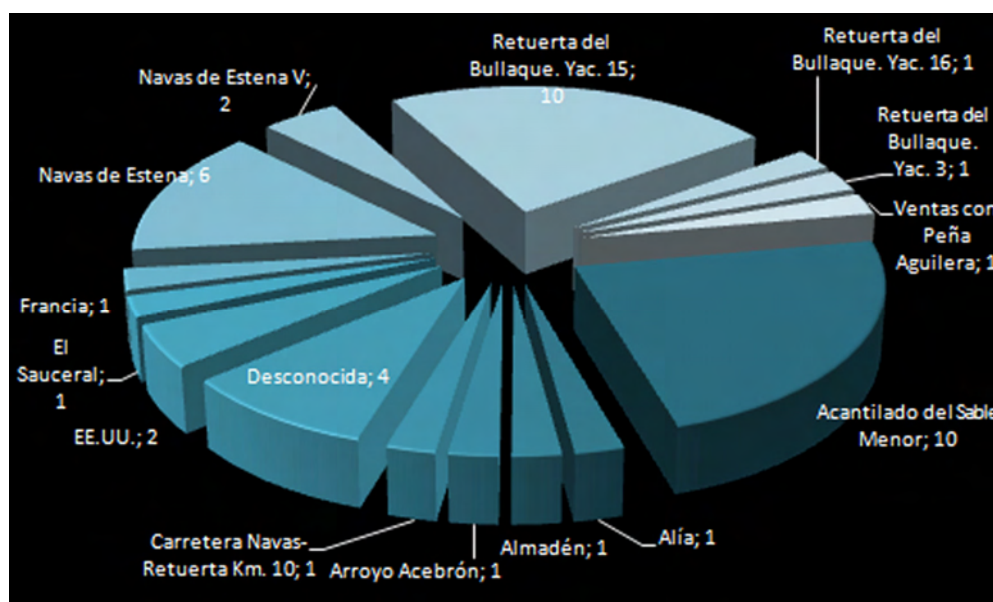


Figura 65. Abundancia de ejemplares de conuláridos según yacimientos

Si se tiene en cuenta la diversidad, lógicamente es el Ordovícico el que destaca, tanto en la genérica (2) como en la específica (5), ya que han sido estudiados, pero el resto de la colección está sin determinar.

Así, la colección de conuláridos del MNCN es básicamente ordovícica, tanto en abundancia como en diversidad genérica como específica, consecuencia de su procedencia y del patrón de evolución de los conuláridos (con la mayor abundancia en el Ordovícico y la diversidad se equipara con la del Devónico –período no representado en la colección–). Por tanto, su estudio podría ser representativo para el Ordovícico.

Estudio de las etiquetas

Al igual que se ha hecho con la Colección Británica se realiza un estudio de las etiquetas de esta colección, en las que se puede discriminar al menos cinco tipos.

Cada ejemplar tiene al menos una etiqueta anexa en la que se recogen diferentes datos como sigla del mismo, determinación, yacimiento, capa estratigráfica y procedencia del espécimen (colección precedente o donación) que a su vez también figura en la base de datos de invertebrados fósiles del MNCN. Estos ejemplares se guardan individualmente, con sus etiquetas correspondientes, en cajas de plástico transparente que los protegen, aíslan y resguardan. Todos ellos tienen las etiquetas normalizadas del MNCN, y dependiendo de la colección anterior de la que provenían (dos especímenes) tienen anexas otros tipos de etiquetas (figura 66).

TIPO 1: Son las etiquetas convencionales del MNCN (figura 66A). Están estandarizadas, guardando los mismos campos de información, aunque estos apartados no tengan una denominación determinada: (1) N, que se refiere a la sigla del ejemplar en cuestión; (2) Y, yacimiento y provincia donde se ha encontrado; (3) E, capa estratigráfica; (4) I, la indentificación; y (5) C, procedencia en el sentido de la colección de donde provienen o la persona que los ha donado. Son rectangulares, de 68 X 50 milímetros. Normalmente están recortadas acorde al tamaño de la caja que alberga el espécimen. Están escritas a bolígrafo azul, y provienen del inventariado que llevó a cabo a principios de los 90 sobre los fósiles de invertebrados. Estas etiquetas están reliazadas en cartulina blanca con un recuadro rojo de un milímetro que es el que cerca la información dividida en los campos anteriormente citados, y en la parte baja tienen escrito “Museo Nacional de Ciencias Naturales” en rojo, al igual que el cerco.

TIPO 2: Son etiquetas realizadas en invertebrados fósiles antes de la normalización de las etiquetas (figura 66B). Están estandarizadas, con los mismos campos de las etiquetas del tipo 1, más el campo de la persona que ha llevado a cabo la determinación, y la sigla previa. Están

impresas con tinta negra en papel blanco con marcas de agua del símbolo de Correos. Y tienen enmarcado en la parte superior “MNCN. Invertebrados fósiles” y la sigla actual, con la previa en la parte inmediatamente inferior. Miden 65 X 45 milímetros, aunque algunas pueden variar al estar recortadas.

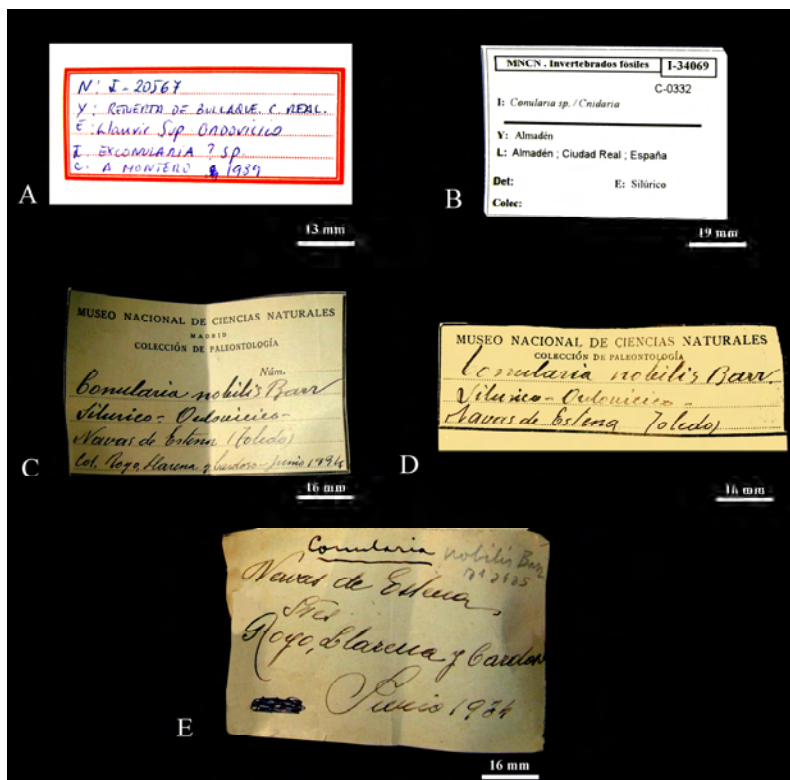


Figura 66. Tipos de etiquetas de la colección del MNCN

TIPO 3: Son las etiquetas previas, de la mitad del siglo xx (figura 66C). En la parte superior figura “Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. Colección de Paleontología”, debajo a la derecha hay un espacio para el número con el que se registra el fósil, que suele estar en blanco, y debajo los campos habituales, al igual que en las etiquetas de tipo 1, sin denominación de los campos. Miden unos 71 X 45 milímetros. Puede variar ligeramente al recorte sufrido.

TIPO 4: Es otro tipo de etiquetas normalizadas de identificación similares al tipo 3, pero de menor dimensión y en las que no figura la procedencia museística del ejemplar (figura 66D). También están impresas en negro y escritas a plumilla en tinta china de color negro. Miden unos 85 x 50,5 milímetros.

TIPO 5: En este grupo entrarían las anotaciones que hay de los ejemplares antes de haber sido inventariados, en las que figuran procedencia geográfica y de colección del ejemplar, con la

fecha de donación. Se ha podido observar que pueden estar determinados y figurar a lápiz (figura 66E). Estas etiquetas tienen medidas muy dispares y no guardan ninguna uniformidad. Están escritas a plumilla y en tinta china negra, razón por la que han perdurado más de 70 años.

Colección

En la figura 67 se muestran los especímenes ya estudiados de esta colección (Sendino, 2007), con la actualización de las denominaciones sistemáticas.

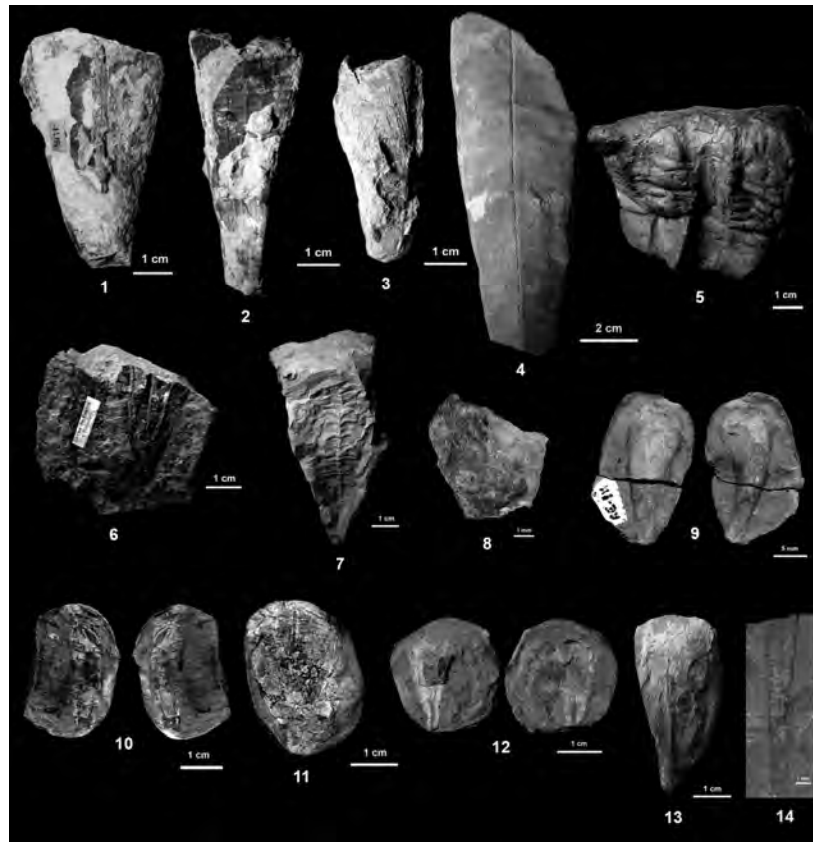


Figura 67. 1-3. Moldes internos en arenisca de *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867) ? (ejemplares con la sigla MNCNI-01306). 4. Molde interno en arenisca de *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832) (con la sigla MNCNI-04948). 5. Molde interno en pizarra de *Pseudoconularia nobilis* (Barrande, 1867) (con la sigla MNCNI-13575). 6. y 12. Molde externo y molde externo e interno en pizarra de *Metaconularia exquisita* (Barrande, 1867) (con las siglas MNCNI-13576 y MNCNI-20571). 7. Molde interno en pizarra de *Pseudoconularia kloučeki* (Bouček, 1928) (con la sigla MNCNI-20566). 8. Molde interno en pizarra de *Metaconularia* sp.? (con la sigla MNCNI-20567). 9-10. Moldes internos y externos en pizarra de *Metaconularia* cf. *exquisita* (Barrande, 1867) (siglas MNCNI-20568 y MNCNI-20569). 11. Molde externo en pizarra de *Pseudoconularia* cf. *kloučeki* (Bouček, 1928) (sigla MNCNI-20570). 13. Molde interno en pizarra de *Metaconularia* cf. *imperialis* (Barrande, 1867) (sigla MNCNI-20983). 14. Molde interno en pizarra de *Metaconularia* sp.? (sigla MNCNI-34069)



Apéndice 5: Listado de museos consultados

Apéndice 5: Listado de museos consultados

- ***Carnegie Museum of Natural History***

Dirección: Maryland Geological Survey, 2300 St. Paul Street, Baltimore, MD 21218, Pittsburgh (Pennsylvania).

Conservadores : Dr. David K. Brezinski (dbrezinski@mgs.md.gov)
Dr. Albert D. Kollar (KollarA@carnegiemnh.org)

Teléfono: 410-554-5526
Fax: 410-554-5502

Información del material: 47 ejemplares
2 géneros
11 especies
Llanvirn-Dinantense
5 ejemplares tipos

- ***Cincinnati Museum Center (University of Cincinnati)***

Dirección: Geier Collections & Research Center, 1301 Western Avenue, Cincinnati, OH 45203-1130 (Ohio)

Conservadora : Dr. Brenda Hanke (bhanke@cincymuseum.org)

Teléfono: (513) 455-7160 / (800) 733-2077 x7160
Fax: (513) 455-7169

Información del material: 173 ejemplares
8 géneros
23 especies
Ordovícico Superior-Dinantense
6 ejemplares tipos

- ***Colgate University***

Dirección: Colgate University, 304B Lathrop Hall, Madison County (New York)

Conservador: Dr. David Linsley (dlinsley@mail.colgate.edu)

Teléfono: (315)228-7123

Información del material: 9 ejemplares
1 género
2 especies
Devónico

- ***Delaware Valley Paleontological Society***

Dirección: P.O. Box 686, Plymouth Meeting, PA 19462, (Pennsylvania)

Conservador: Dr. Lawrence E. Decina (ledecina@transanalytics.com)

Teléfono: 610-525-6015

Información del material: 2 ejemplares
1 género
Ordovícico-Devónico Medio

- **Deutsches Museum**

Dirección: Museumsinsel 1, D-80538 München (Deutschland)

Conservador: Prof. Dr. Menso Folkerts (IM.Folkerts@lrz.uni-muenchen.de)

Teléfono: (+49) 2180-3252

Fax : (+49) 89 2179 324

Información del material: 32 ejemplares
3 géneros
9 especies
Cámbrico-Triásico Superior
6 ejemplares tipos

- **Ecole nationale supérieure des Mines de Paris, Le Musée**

Dirección: 60, Boulevard Saint Michel 75272 Paris cedex 06 (France)

Conservador: Lydie Touret (musee@musee.ensmp.fr)

Teléfono: (33 1) 40 51 91 39

Fax : (33 1) 43 54 25 96

Observaciones: Colección depositada en la *Unité de Formation et de Recherche des Sciences de la Terre*

- **Geologisch-Paläontologisches Institut (Universität Marburg/Lahn)**

Dirección: Hans Meerwein Strasse D-3550 Marburg/Lahn (Deutschland)

Conservador: Prof. Dr. M. Amler (amler@mail.uni-marburg.de)

Teléfono: (+49) 6421/28-23451

Fax : (+49) 6412/28-28919

Observaciones: Colección depositada en el *Deutsches Museum*

- **Geologisch-Paläontologisches Institut (Universität Münster)**

Dirección : Corrensstrasse 24, D 48149 Münster (Deutschland)

Conservador: Dr. Markus Bertling (markus.bertling@uni-muenster.de)

Teléfono: (+49) 251-83 33958

Fax: (+49) 251-83 33968

Información del material: 17 ejemplares

3 géneros

Cámbrico Superior-Carbonífero Superior

- ***Grand Canyon National Park Museum***

Dirección : P.O. Box 129, Grand Canyon, AZ 86023 (Arizona)

Conservador: Colleen L. Hyde (colleen_hyde@nps.gov)

Teléfono: (928) 638-7769

Fax: (928) 638-7769

Información del material: 1 ejemplar

1 género

Pérmico

- ***Hessisches Landesmuseum Darmstadt Naturgeschichte / Geologie-Paläontologie-Mineralogie***

Dirección : Friedensplatz 1, D- 64283 Darmstadt (Deutschland)

Conservador: Dr. Christina Reimann (reimann@hlmd.de)

Teléfono: (+49) 6151-F1:F7165740

Fax: (+ 49) 6151-165798

Información del material: 5 ejemplares

3 géneros

2 especies

Ordovícico-Devónico Inferior

- ***Hunterian Museum (University of Glasgow)***

Dirección : Main/Gilbert-Scott Building University Avenue, University of Glasgow,
Glasgow, G12 8QQ (United Kingdom)

Conservador: Dr Neil Clark (nclark@museum.gla.ac.uk)

Teléfono: 44 (0) 141 330 4221

Fax: (0) 141 330 3617

Información del material: 5 ejemplares

2 géneros

1 especie

Ordovícico Superior-Silúrico Inferior

1 tipo

- ***Illinois State Museum***

Dirección : 502 South Spring Street, Springfield, 627060001 (Illinois)

Conservador: Chris Widga (cwidga@museum.state.il.us)

Teléfono: 2.177.854.844

Fax: 2.177.852.857

Información del material: 6 ejemplares

2 géneros

4 especies

Ordovícico Superior- Carbonífero Inferior

1 tipo

- ***Museo de Ciencias Naturales de La Plata***

Dirección : Paseo del Bosque s/nº B1900FWA – La Plata – Buenos Aires (Argentina)

Conservador: Dr. Alberto Riccardi (riccardi@museo.fcnym.unlp.edu.ar)

Teléfono: (54-221) 425-7744 / 9161/9638

Información del material: 148 ejemplares

2 géneros

9 especies

Silúrico- Pérmico

- ***Museo de Paleontología (Universidad de Concepción)***

Dirección : Barrio Universitario s/n, Víctor Lamas 1290. Concepción, Octava Región
Casilla. 160-C (Chile)

Conservador: Dr. Gerardo Enrique Flores Miranda (geflores@udec.cl)

Teléfono: (56-41) 220 40 00

Fax: (56-41) 222 74 55

Información del material: 2 ejemplares

1 género

1 especie

Devónico

- ***Museo di Paleontologia (Università di Pisa)***

Dirección : Museo di Storia Naturale e del Territorio di Calci. Lugarno Pacinotti, 43
56124 Pisa (Italia)

Conservador: Dr. Nocchi Carla (carla.nocchi@museo.unipi.it)

Teléfono: 502212961

Información del material: No tienen

- **Museo Geominero**

Dirección : c/ Ríos Rosas, 23, 28003 Madrid (España)

Directora: Dra. Isabel Rábano (i.rabano@igme.es)

Teléfono: 91 3495819

Fax: 91 3495830

Información del material (*): 10 ejemplares

1 género

2 especies

Llanvirn-Silúrico

(*) se refiere a conuláridos, porque esta colección tiene un espécimen más de la familia Conulariellidae Kiderlen, 1937, del Cámbrico Medio.

- **Museo Nacional de Ciencias Naturales**

Dirección : c/ José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid (España)

Conservadoras: Dra. Begoña Sánchez Chillón (mcnsc2b@mncn.csic.es)

Celia M. Santos Mazorra (csantos@mncn.csic.es)

Teléfono: 91 411 13 28 ext. 1182

Fax: 91 564 47 40

Información del material: 43 ejemplares

2 géneros

6 especies

Ordovícico Medio-Paleógeno ?(*)

(*) Es material reelaborado de otro período.

- **Museo de Geologia CPRM, Servicio Geológico do Brasil**

Dirección : Av. SGAN- Quadra 603-- conjunto J, Parte A –1º andar Brasília -DF 70830-030 (Brasília)

Conservador: Pércio de Moraes Branco (museugeo@pa.cprm.gov.br)

Teléfono: (51) 3233-7311

Fax: (51) 3233-7772

Información del material: No tienen

- **Museo Paleontológico (Universidad de Zaragoza)**

Dirección : C / Pedro Cerbuna nº 12, 50009 Zaragoza (España)

Conservador: Dr. José Antonio Gámez Vintaned (museopal@unizar.es)

Teléfono: 976 76 21 22

Fax: 976 76 11 06

Información del material: 2 ejemplares
Devónico Inferior

- ***Museu de Geologia de Barcelona***

Dirección : Parc de la Ciutadella s/n, 08003 Barcelona (España)

Conservador: Dr. Jaume Gallemí Paulet (Jaume.Gallemi@uab.cat)

Teléfono: 93 319 69 12

Fax: 93 310 49 99

Información del material: 2 ejemplares
2 géneros
2 especies
Ordovícico Superior-Devónico

- ***Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève***

Dirección : 1, route de Malagnou - Case Postale 6434, 1211 Genève (Suisse)

Conservadores: Sonia Fisch-Muller (sonia.muller@ville-ge.ch)
Pierre-Alain Proz (Pierre-Alain.Proz@ville-ge.ch)

Teléfono: (+41) 22 418 63 00

Fax: (+41) 22 418 63 01

Información del material: 4 ejemplares
2 géneros
2 especies
Ordovícico

- ***Museum für Naturkunde (Humboldt-Universität, Berlín)***

Dirección : Invalidenstraße 43, D-10115 Berlin (Deutschland)

Conservador: Dr. Dieter Korn (dieter.korn@museum.hu-berlin.de)

Teléfono: (+49) 30 2093 8580

Fax: (+49) 30 2093 8868

Información del material: 79 ejemplares
6 géneros
36 especies
Ordovícico Inferior- Carbonífero Inferior

18 tipos

- ***Museum of Comparative Zoology (Harvard University)***

Dirección : 26 Oxford Street Cambridge, MA 02138-2902 (Massachusetts)

Conservadores: Charles Marshall (cmarshall@oeb.harvard.edu)

Jessica Cundiff (jcundiff@oeb.harvard.edu)

Teléfono: (617) 495-2572

Fax: (617) 496-5535

Información del material: 41 ejemplares

10 géneros

25 especies

Ordovícico Medio- Carbonífero Inferior

8 tipos

- ***Museum of Evolution (Uppsala Universitet)***

Dirección : Norbyvagen 16, 752 36 Uppsala (Sweden)

Conservador: Dr. Vivianne Berg-Madsen ([Vivianne.Berg-](mailto:Vivianne.Berg-Madsen@evolmuseum.uu.se)

Madsen@evolmuseum.uu.se)

Teléfono: (+46) 018 471 27 90

Fax: (+46) 018 471 27 94

Información del material: 55 ejemplares

6 géneros

12 especies

Ordovícico Medio- Silúrico Medio

12 tipos

- ***Museum Wiesbaden***

Dirección : Kapellenstrasse 8-10, D-61440 Oberursel (Deutschland)

Conservador: Dr. Doris Heidelberger (KHeidelberger@t-online.de)

Teléfono: (+ 49) 617 184 09

Fax: (+ 49) 611 335 21 92

Información del material: 5 ejemplares

2 géneros

2 especies

Devónico Medio

2 tipos

- ***Národní muzeum (Museo Nacional de Praga)***

Dirección : Václavské náměstí 68, 115 79, Praha 1 (Čechách)

Conservador: DRNDr. Kamil Zágorský (kamil.zagorsek@nm.cz)

Teléfono: (+420) 224 497 251, (+420) 281 029 174

Información del material: Sin catalogar
2135 ejemplares
Mínimo 5 géneros
Mínimo 41 especies
Ordovíco-Devónico
Mínimo 40 tipos

- ***New Jersey State Museum***

Dirección : 205 W State St. Trenton, NJ 08608 (New Jersey)

Conservadores: Dr. David Parris (david.parris@sos.state.nj.us)
Dr. Shirley S. Albright

Teléfono: (609) 292-6330

Información del material: 36 ejemplares
2 géneros
3 especies
Ordovíco Superior-Carbonífero Superior
6 tipos

- ***New York State Museum***

Dirección : Madison Ave Albany, Albany, NY 12230 (New York)

Conservador: Dr. Ed Landing (elanding@mail.nysed.gov)

Teléfono: 518-474-5816
Fax: 518-486-3696

Información del material: 40 ejemplares
6 géneros
21 especies
Ordovíco Superior-Carbonífero Superior
37 tipos

- ***Oberlin College, Paleontological Collections***

Dirección : 173 West Lorain Street , Oberlin OH 44074 (Ohio)

Conservador: Karla Parsons-Hubbard (karla.hubbard@oberlin.edu)

Teléfono: 440-775-8353
Fax: 440-775-8038

Información del material: 1 ejemplares

- ***Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences***

Dirección : 117997 г. Москва СП-7 ул. Профсоюзная, д. 123 (Russia)

Conservador: Dr. Mikhail Fedonkin (admin@paleo.ru / mfedon@paleo.ru)

Teléfono: 339-45-44

Información del material: 1 ejemplar

1 género

1 especie

Edicariense

1 tipo

- ***Peabody Museum of Natural History (Yale University)***

Dirección : P.O. Box 208118 New Haven, CT 06520-8118 (Connecticut)

Conservadores: Dr. Derek Briggs (derek.briggs@yale.edu)

Susan Butts (susan.butts@yale.edu)

Teléfono: (203) 432-8590

Fax: (203) 432-8590

Información del material: 175 ejemplares

7 géneros

15 especies

Ordovícico Superior-Carbonífero Superior

4 tipos

- ***Princeton University***

Dirección : 308 Guyot Hall Princeton, NJ 08544 (New Jersey)

Conservador: Gerta Keller (gkeller@princeton.edu)

Teléfono: (609) 258-4117

Información del material: Colecciones depositadas en el Smithsonian Institution en Washington D.C.

- ***Redpath Museum (McGill University)***

Dirección : 3450 University St. Montreal, QC H3A 2A7 Québec H3A 2A7 (Canada)

Conservador: H. Hofmann (hofmann@eps.mcgill.ca)

Teléfono: 514 398-2769

Fax: 514 398-4680

Información del material: 8 ejemplares
2 géneros
3 especies
Ordovícico Medio-Dinantiense
1 tipo

- ***Royal Ontario Museum of Paleontology***

Dirección : 100 Queen's Park Toronto, ON M5S 2C6 (Canada)

Conservador: Jean-Bernard Caron (jcaron@rom.on.ca)

Teléfono: 4.165.865.593

Fax: 416.586.5553

Información del material: 304 ejemplares
4 géneros
28 especies
Ordovícico -Carbonífero
4 tipos

- ***Senckenberg Natural History Museum***

Dirección : Senckenberganlage 25 D-60325 Frankfurt (Deutschland)

Conservadores: Dr. Rudolf Birenheide (rubir@t-online.de)
Dr. Eberhard Schindler (eberhard.schindler@senckenberg.de)

Teléfono: (+49) 069/ 97075-192 / (+49) 69970751132

Fax: (+49) 69/97075-137 / (+49) 69-970751137

Información del material: 93 ejemplares
3 géneros
11 especies
Ordovícico -Carbonífero
9 tipos

- ***Universidade Federal de Pernambuco***

Dirección : Avenida Acadêmico Hélio Ramos s/n, Cidade Universitária
CEP: 50.740-530, Recife (PE) (Brasília)

Conservador: Alcina Magnolia Franca Barreto (alcina@ufpe.br)

Teléfono: (81) 32718240

Fax: (81) 32718234

Información del material: No tienen

- ***The Sedgwick Museum of Earth Sciences (University of Cambridge)***

Dirección : University of Cambridge. Downing Street, Cambridge, CB2 3EQ (United Kingdom)

Conservador: Dr Liz Harper (sedgwickmuseum@esc.cam.ac.uk)

Teléfono: (01223) 333456 / +44 1223 332846

Fax: (01223) 333450

Información del material: No tienen

- ***Unité de Formation et de Recherche des Sciences de la Terre (Université Claude Bernard)***

Dirección: 43 boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, Lyon (France)

Conservador: Dr. Abel Prieur (Abel.Prieur@univ-lyon1.fr)

Teléfono: 04 72 44 84 88

Fax: 04 72 43 14 54

Información del material: 148 ejemplares

10 géneros

17 especies

Ordovícico Superior -Carbonífero Superior

4 tipos

- ***Università di Modena, (Department of Palaeobiology and Botanical Garden Museum)***

Dirección: Via Università 4, 41100 – Modena (Italia)

Conservadores: Prof. Antonio Russo (antonio.russo@unimore.it)

Dr. Enrico Serpagli (Emeritus) (serpagli@unimore.it)

Teléfono: 059 2056520

Fax: 059 2056535

Información del material: 4 ejemplares

3 géneros

3 especies

Ordovícico Superior

1 tipo

- ***University of Missouri-Columbia***

Dirección: 208 McReynolds Hall. 101 Geological Sciences Bldg. Columbia, Missouri 65211 (Missouri)

Conservadores: Dr. Kevin Shelton (SheltonKL@missouri.edu)

Dr. L. Raymond Ethington (Emeritus) (EthingtonR@missouri.edu)

Teléfono: 573-882-6785

Fax: 573-882-5458

Información del material: 53 ejemplares

2 géneros

6 especies

Silúrico Medio-Carbonífero Inferior

7 tipos



Láminas

Láminas

LÁMINA 1

Figuras 1-3: *Archaeoconularia coronata* (Slater, 1907).

G 17660 (holotipo) de *Conularia coronata* Slater, 1907, del Darriwilliense inferior (Ordovícico); de Ritton Castle, en Shropshire (Inglaterra).

1. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del holotipo (G 17660).
2. Detalle de línea media y surco angular del holotipo (G 17660).
3. Detalle de los tubérculos del holotipo (G 17660).

LÁMINA 1

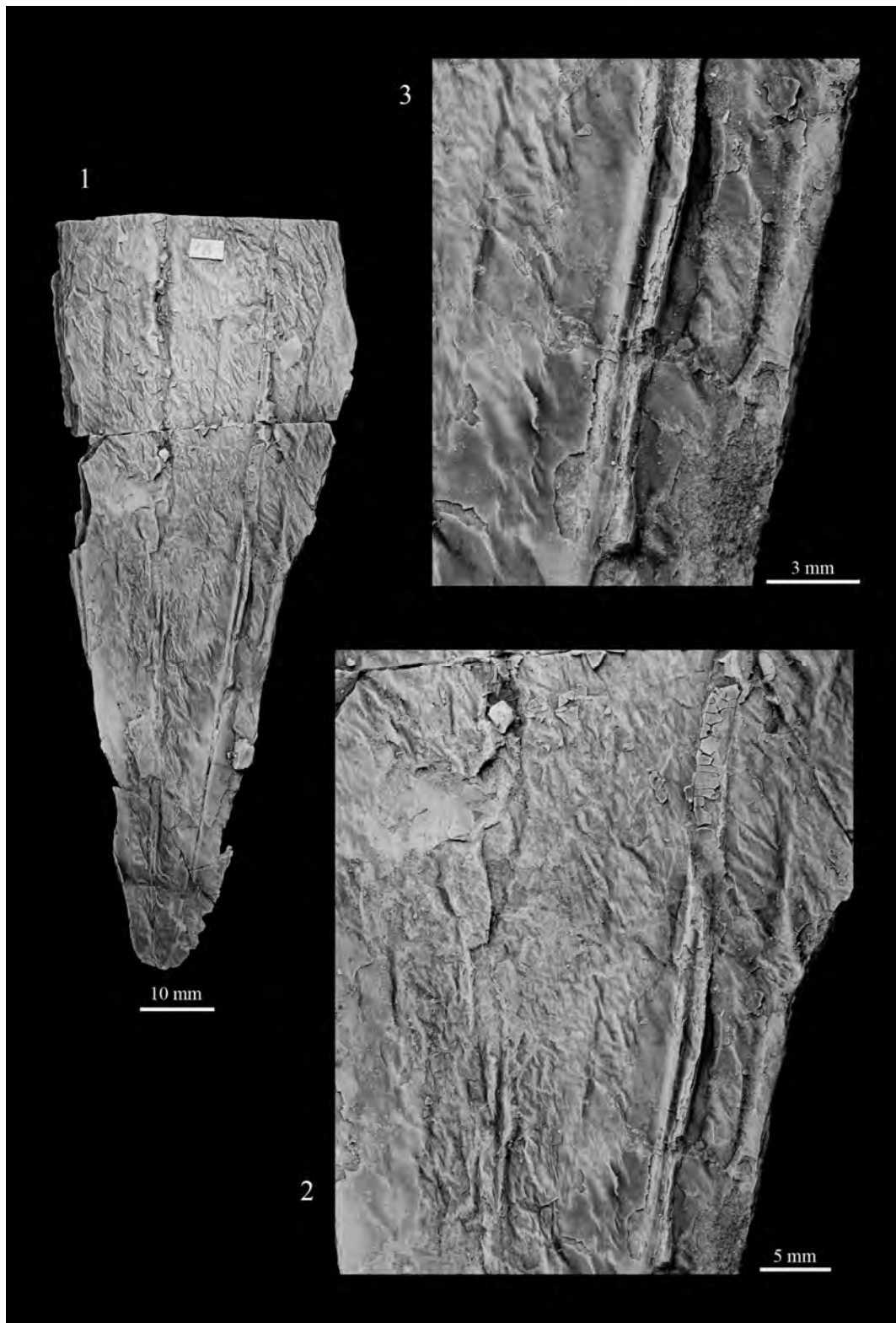


LÁMINA 2

Figuras 1-6: *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867).

80223, 80223b, 80223c y 80223d del Ordovícico; de Lodénice (= Lodenitz)
(República Checa).

1. Vista frontal de una de las caras del ejemplar 80223.
2. Sección transversal del ejemplar 80223.
3. Vista del surco angular del ejemplar 80223b.
4. Detalle del surco angular del ejemplar 80223b.
5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar 80223d.
6. Vista del surco angular del ejemplar 80223c.

LÁMINA 2

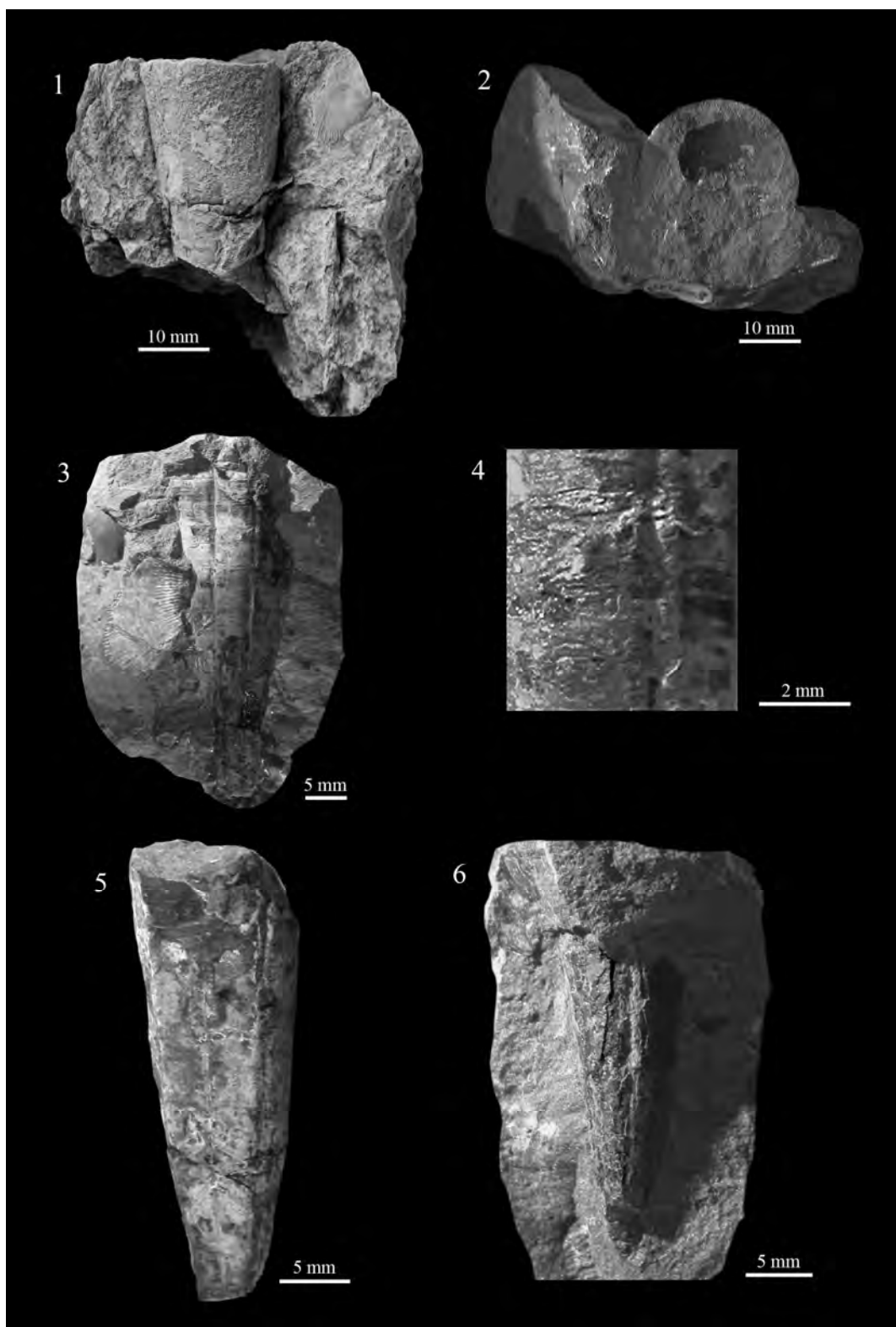


LÁMINA 3

Figuras 1-7: *Archaeoconularia fecunda* (Barrande, 1867).

80223e, 80223f, 80223g y 80223a del Ordovícico; de Lodénice (= Lodenitz) (República Checa).

80220e del Ordovícico; sin localidad registrada de la República Checa.

80220b y 80220a del Silúrico; de Sedlec (= Sedletz) (República Checa).

1. Vista del surco angular del ejemplar 80223e.
2. Vista frontal de una de las caras del ejemplar 80223f.
3. Vista frontal de una de las caras del ejemplar 80223g.
4. Vista frontal de una de las caras del ejemplar 80223a
5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar 80220b.
6. Vista frontal de una de las caras del ejemplar 80220e.
7. Vista del surco angular del ejemplar 80220a.

LÁMINA 3

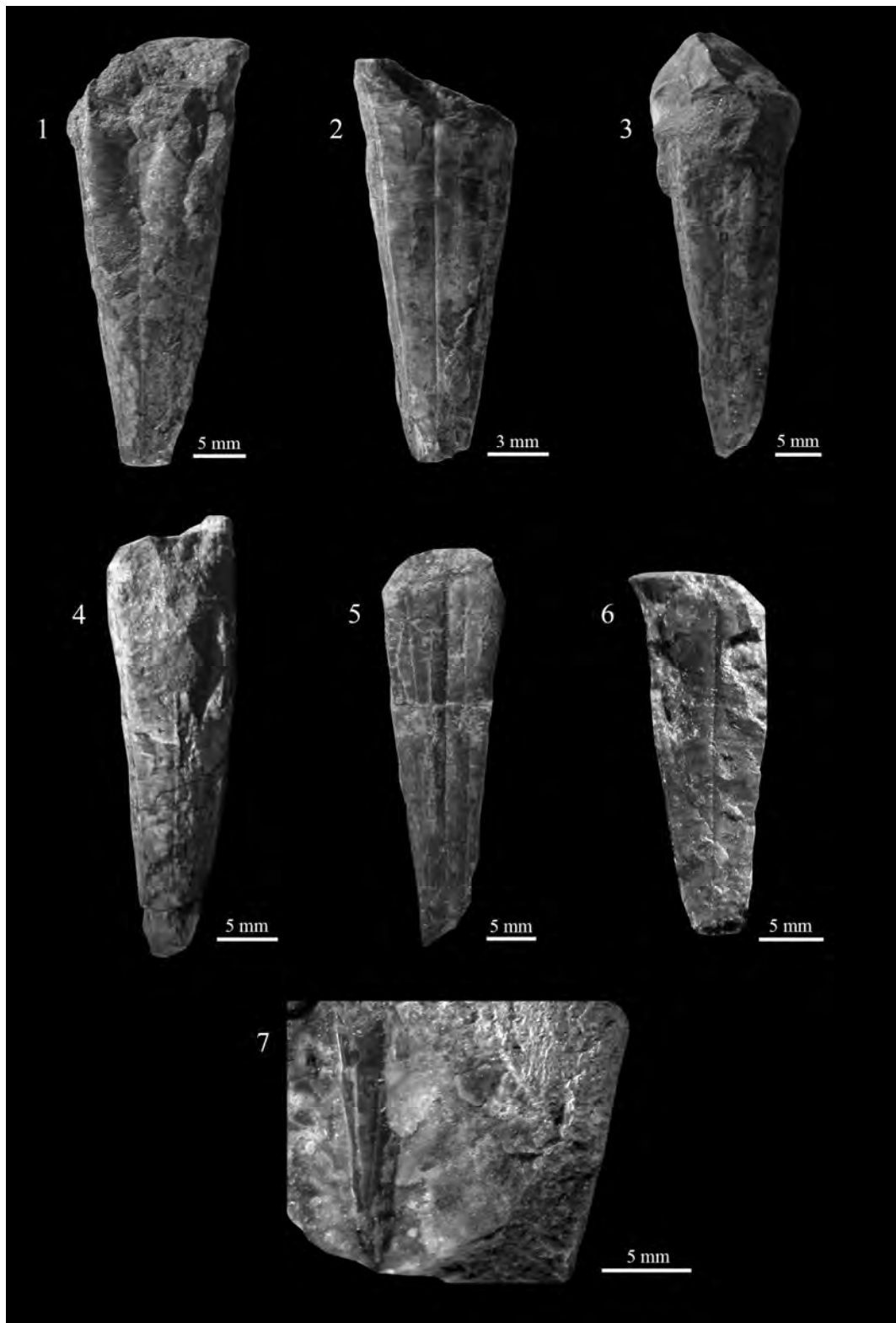


LÁMINA 4

Figuras 1-4: *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866).

G 774 (neotipo) de *Archaeoconularia homfrayi* (Salter, 1866), del Tremadociense (Ordovícico); de Tu-hwnt-yr-bwlch, en Carnarvonshire (Gales).

73320 del Tremadociense (Ordovícico); de Garth Hill, cerca de Portmadoc, en Carnarvonshire (Gales).

1. Vista frontal del neotipo (G 774).
2. Detalle de la línea media y líneas secundarias y accesorias del neotipo (G 774).
3. Vista frontal del ejemplar (73320).
4. Detalle de la línea media y líneas secundarias y accesorias del ejemplar (73320).

LÁMINA 4

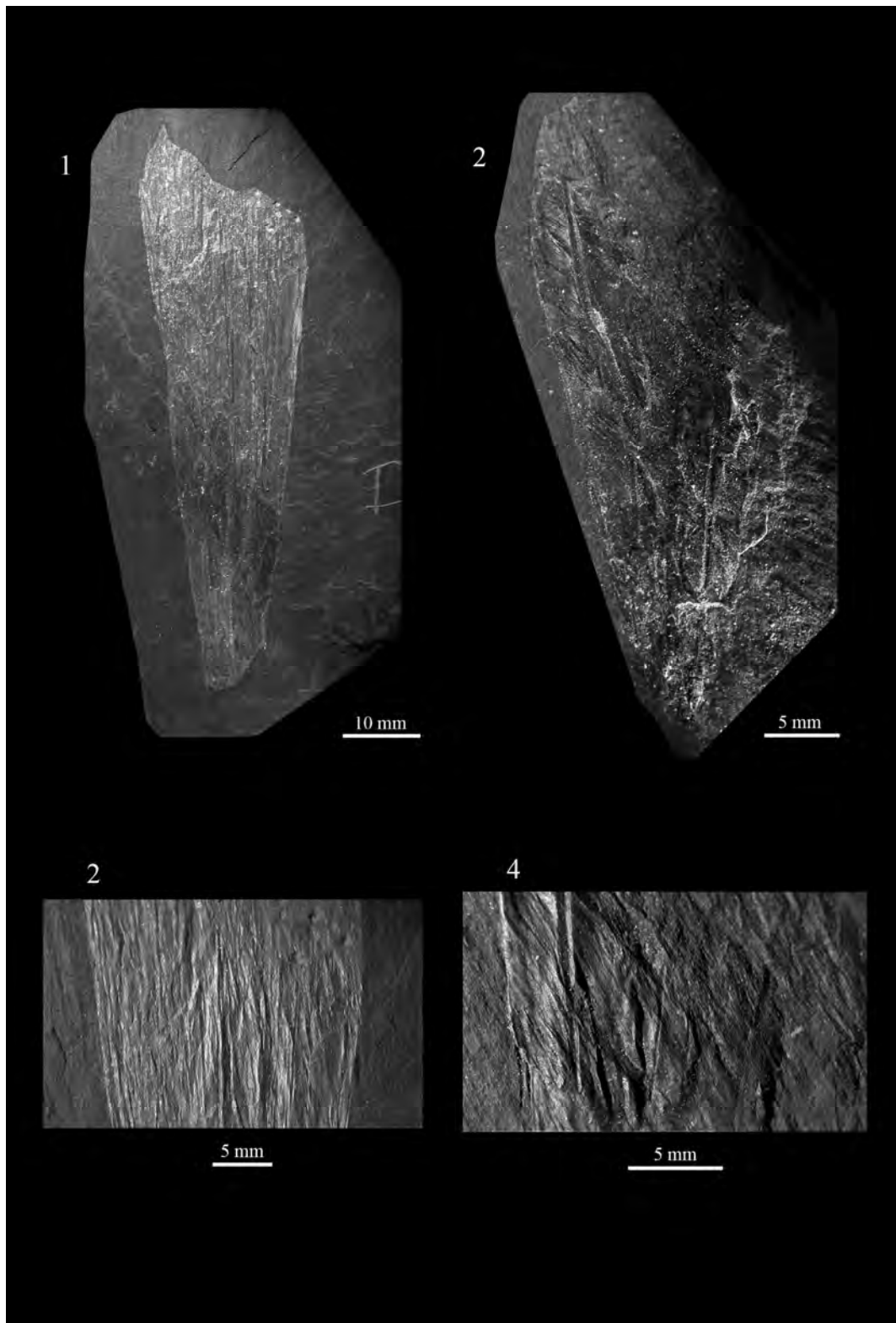


LÁMINA 5

Figuras 1-3: *Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875).

G 1523 (neotipo) de *Archaeoconularia llanvirnensis* (Hicks, 1875), del Darriwilliense (Ordovícico); de St. David's, en Pembrokeshire (Gales).

1. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del neotipo (G 1523).
2. Detalle de la línea media del neotipo (G 1523).
3. Detalle de la línea media en otra zona de la cara del neotipo (G 1523).

LÁMINA 5

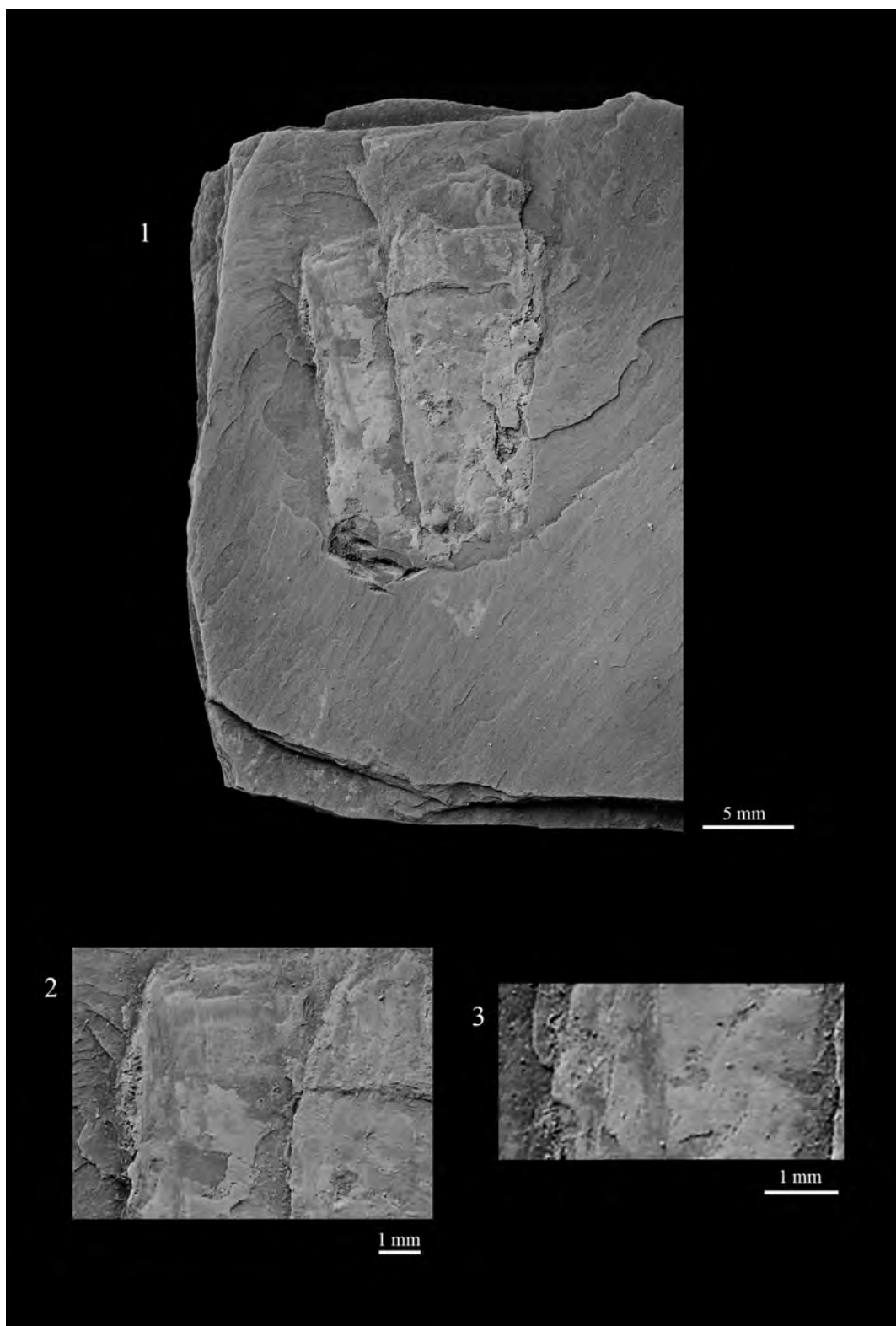


LÁMINA 6

Figuras 1-2: *Conularia albertensis* Reed, 1925.

T72 sin registrar estratigrafía, ni localidad geográfica.

1. Molde positivo y molde negativo (T72).
2. Detalle de las crestas intercostales en el molde negativo (T72).

Figuras 3-6: *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930.

PG 4201 (topotipo) de *Conularia bundenbachia* Richter & Richter, 1930, del Hunsrückschiefer (Devónico); de Bundenbach, en Hunsrück (Alemania).

3. Vista frontal de dos de las caras del topotipo (PG 4201).
4. Detalle del surco angular del topotipo (PG 4201).
5. Línea media marcada por el cambio de dirección de las costillas transversales del topotipo (PG 4201).
6. Tubérculos del topotipo (PG 4201).

LÁMINA 6



LÁMINA 7

Figuras 1-3: *Conularia destinezi* Moreels, 1888.

PG 4361 del Namuriense (Carbonífero); de Parc de M. Van Zuylen, en Liège (Bélgica).

1. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (PG 4361).
2. Detalle del surco angular del ejemplar (PG 4361).
3. Terminaciones aberturales del ejemplar (PG 4361).

Figuras 4-6: *Conularia forbesi* sp. nov.

PG 4461 (holotipo) de *Conularia forbesi* sp. nov., del Silúrico; localidad desconocida de los Andes Centrales (Bolivia).

4. Vista frontal de una de las caras del holotipo (PG 4461).
5. Línea media del holotipo (PG 4461).
6. Tubérculos y crestas intercostales adaberturales del holotipo (PG 4461).

LÁMINA 7

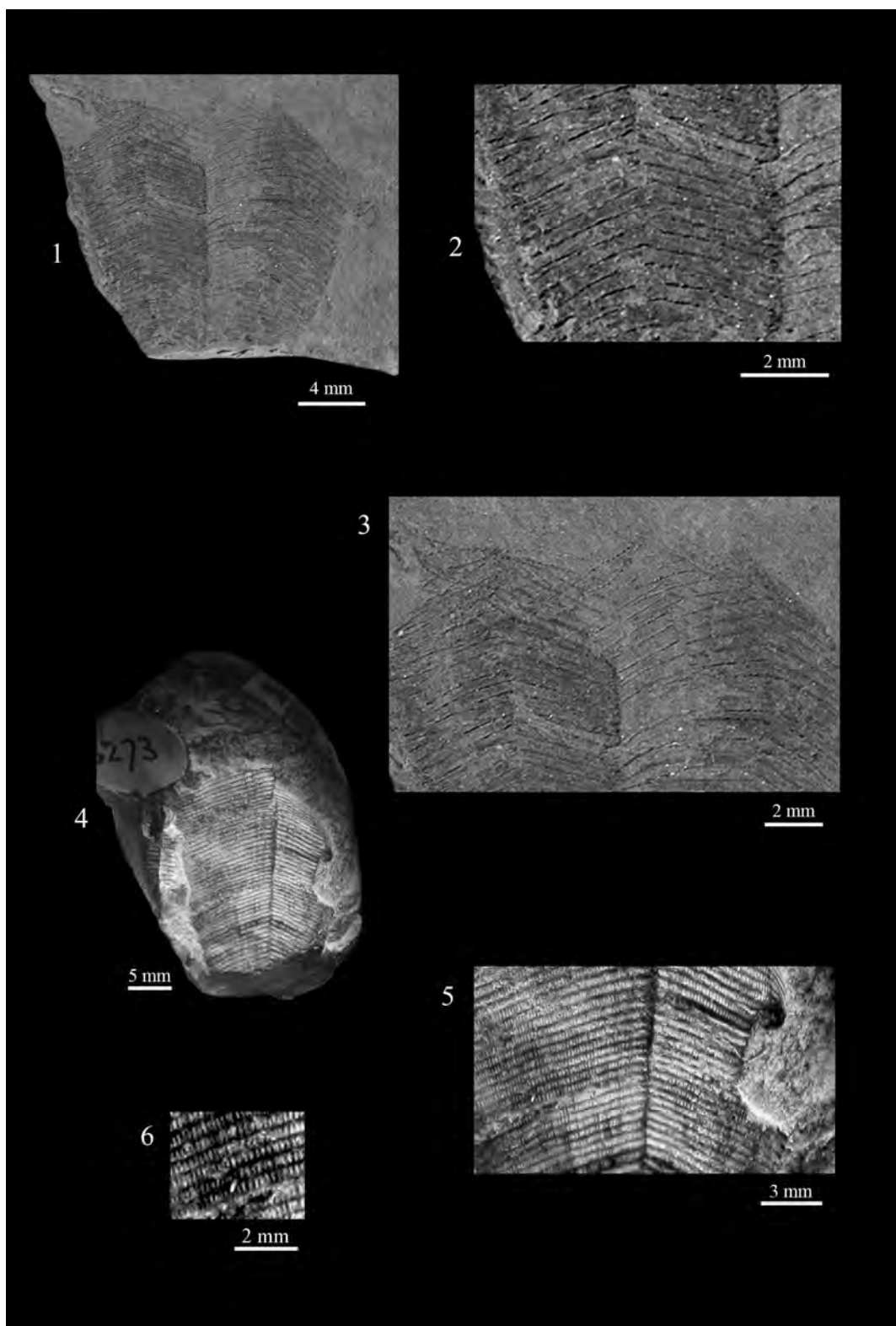


LÁMINA 8

Figuras 1-2: *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1939.

PG 4200 (neotipo) de *Conularia gemuendina* Richter & Richter, 1930, del Hunsrückschiefer (Devónico); de Gemünden, en Hunsrück (Alemania).

1. Vista frontal de dos de las caras del neotipo (PG 4200).
2. Detalle de la conexión de las costillas transversales del neotipo (PG 4200).

Figuras 3-4: *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842.

PG 4512 (neotipo) de *Conularia gerolsteinensis* Archiac & Verneuil, 1842, del Eifeliense (Devónico); de Gerolstein, en Eifel (Alemania).

3. Vista frontal de dos de las caras del neotipo (PG 4512).
4. Detalle de la conexión de las costillas transversales del neotipo (PG 4512).

Figuras 5-6: *Conularia mediorhenana* Fuchs, 1915.

G 29331 del Eifeliense (Devónico); Emsiense (Devónico); de Gottes Segen en el SE de Auelsinn, en Hunsrück (Alemania).

5. Detalle de la conexión de las costillas transversales del ejemplar (G 29331).
6. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 29331).

LÁMINA 8

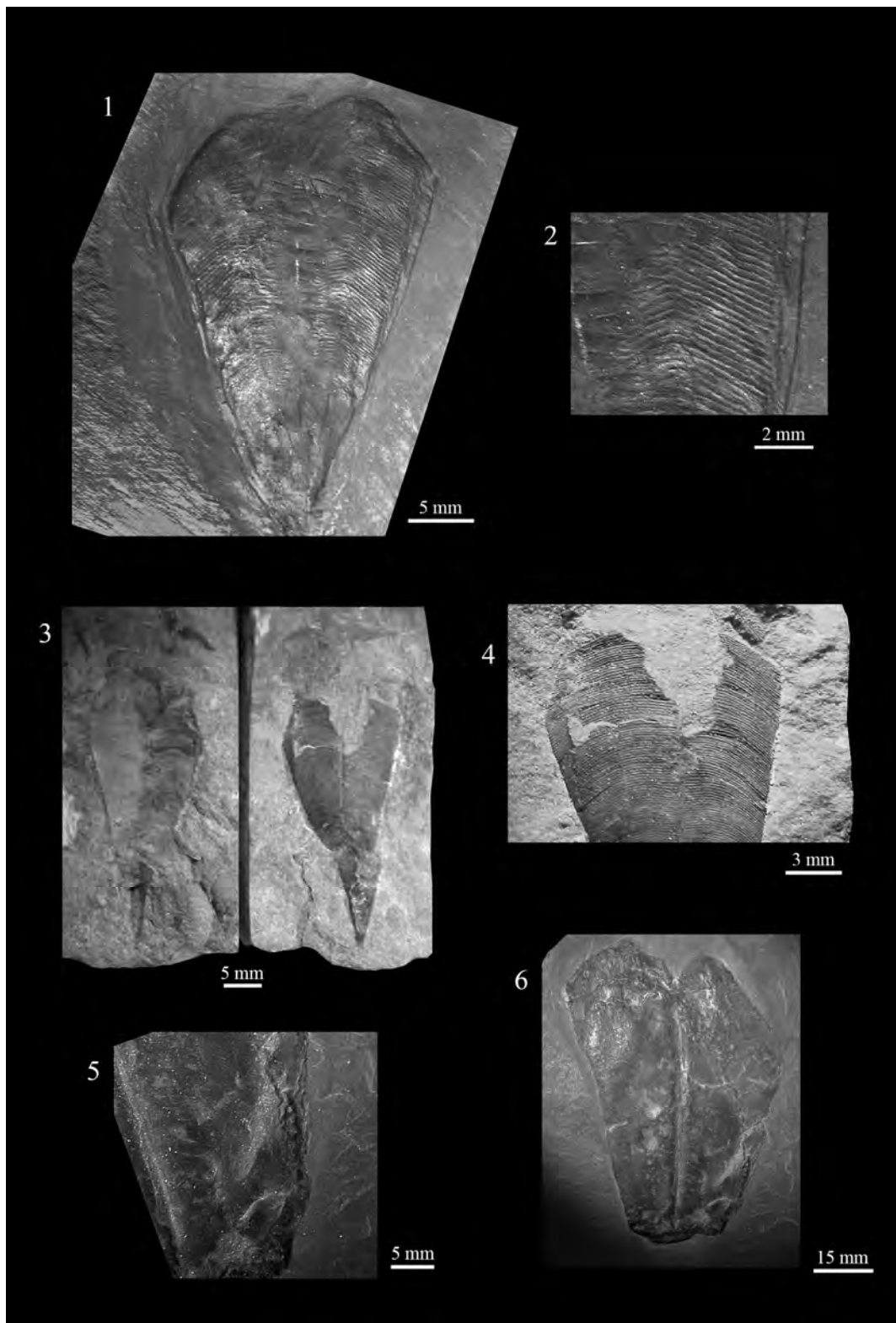


LÁMINA 9

Figuras 1-6: *Conularia planiseptata* Slater, 1907.

G 43844 (lectotipo) de *Conularia planiseptata* Slater, 1907, de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

G 46701 y sin sigla de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

PG 5093 de la Starfish Bed (Ordovícico); localidad desconocida de Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista frontal de dos caras del lectotipo (G 43844) (tiene restos de la concha original).
2. Detalle de las costillas transversales del lectotipo (G 43844).
3. Vista frontal de dos caras del ejemplar (G 46701) en molde negativo.
4. Detalle de las costillas transversales (G 46701) en molde negativo.
5. Vista frontal de dos caras del ejemplar (sin sigla) en molde positivo.
6. Detalle de las costillas transversales en el molde negativo del ejemplar (PG 5093).

LÁMINA 9

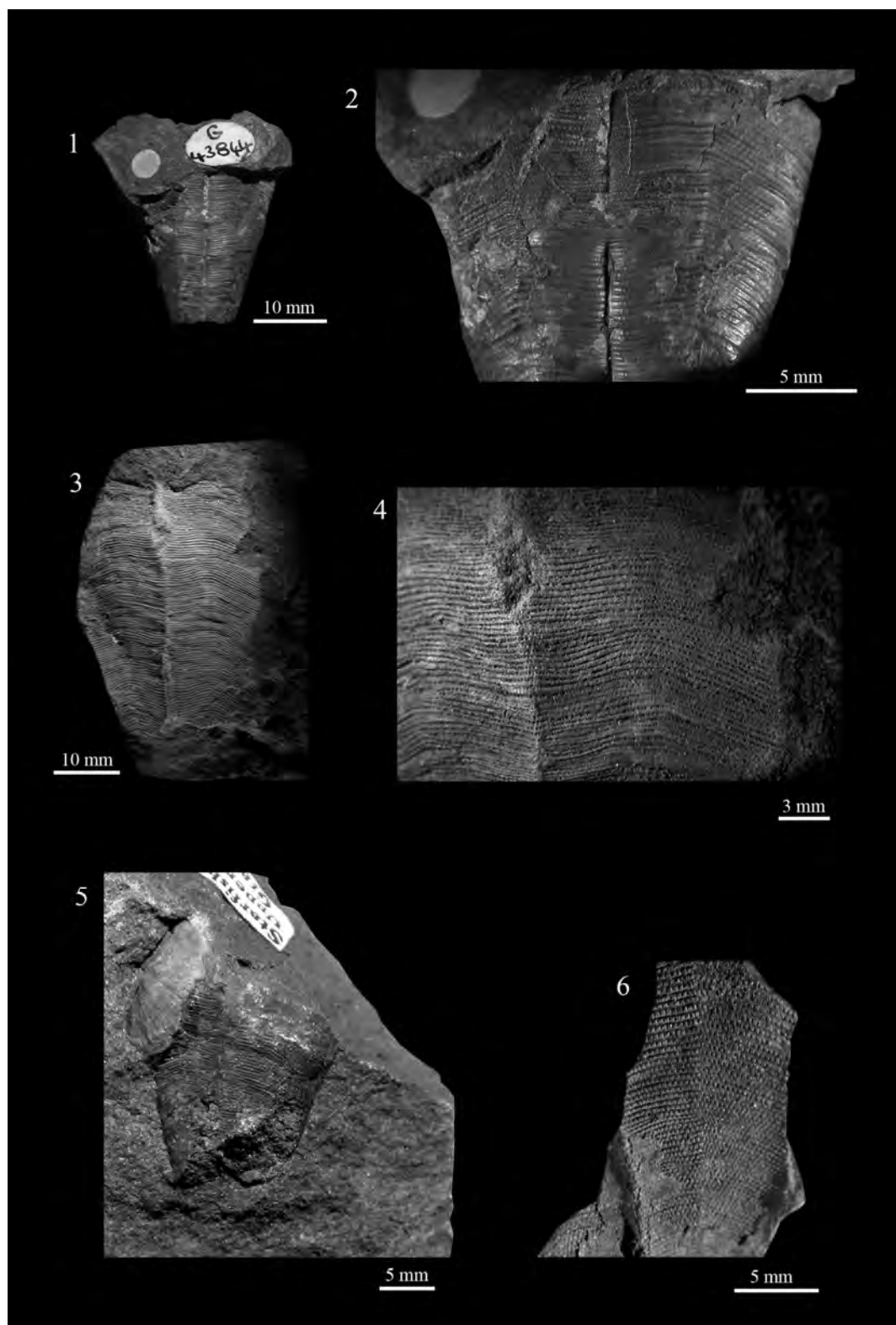


LÁMINA 10

Figuras 1-6: *Conularia planiseptata* Slater, 1907.

250038 de la Starfish Bed (Ordovícico); del S de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

G 46696 y G 46698 de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista frontal de dos caras del ejemplar (250038) en el molde positivo y negativo.
2. Detalle de la conexión de las costillas y del surco angular (250038) en el molde positivo.
3. Detalle de las crestas intercostales del ejemplar (250038) en el molde positivo.
4. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 46696) en molde positivo.
5. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 46698) en molde negativo.
6. Detalle de los tubérculos del ejemplar (G 46698) en molde negativo.

LÁMINA 10

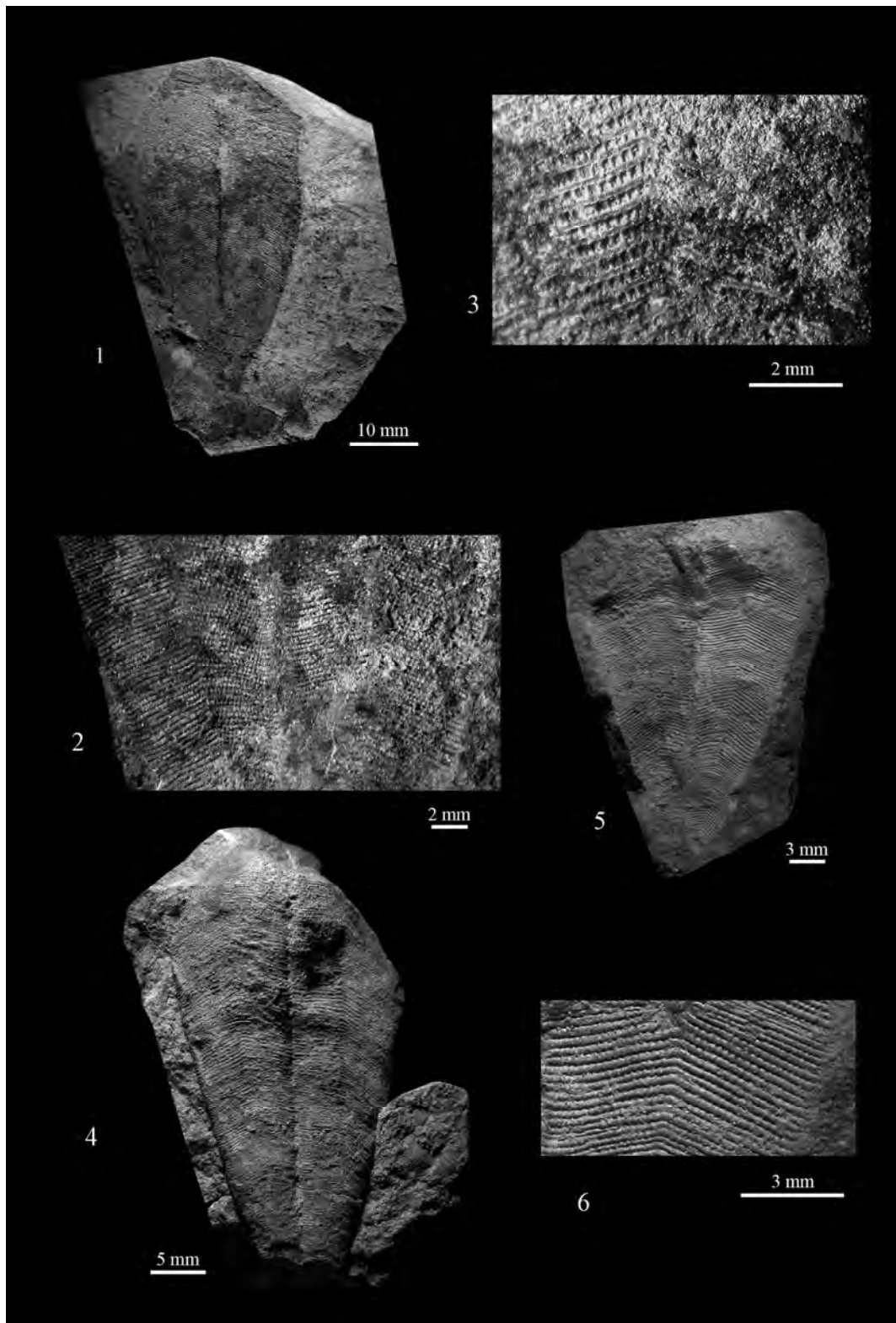


LÁMINA 11

Figuras 1-6: *Conularia planiseptata* Slater, 1907.

G 46707, G 46750, G 46710 y G 46737 de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista frontal de dos caras del ejemplar (G 46707).
2. Vista oblicua del ejemplar (G 46750).
3. Vista frontal de dos caras del ejemplar (G 46710) en molde positivo.
4. Detalle de las costillas transversales y tubérculos (G 46710) en molde negativo.
5. Vista de detalle del ejemplar (G 46737).
6. Vista frontal de dos caras del ejemplar (G 46737) en molde positivo.

LÁMINA 11

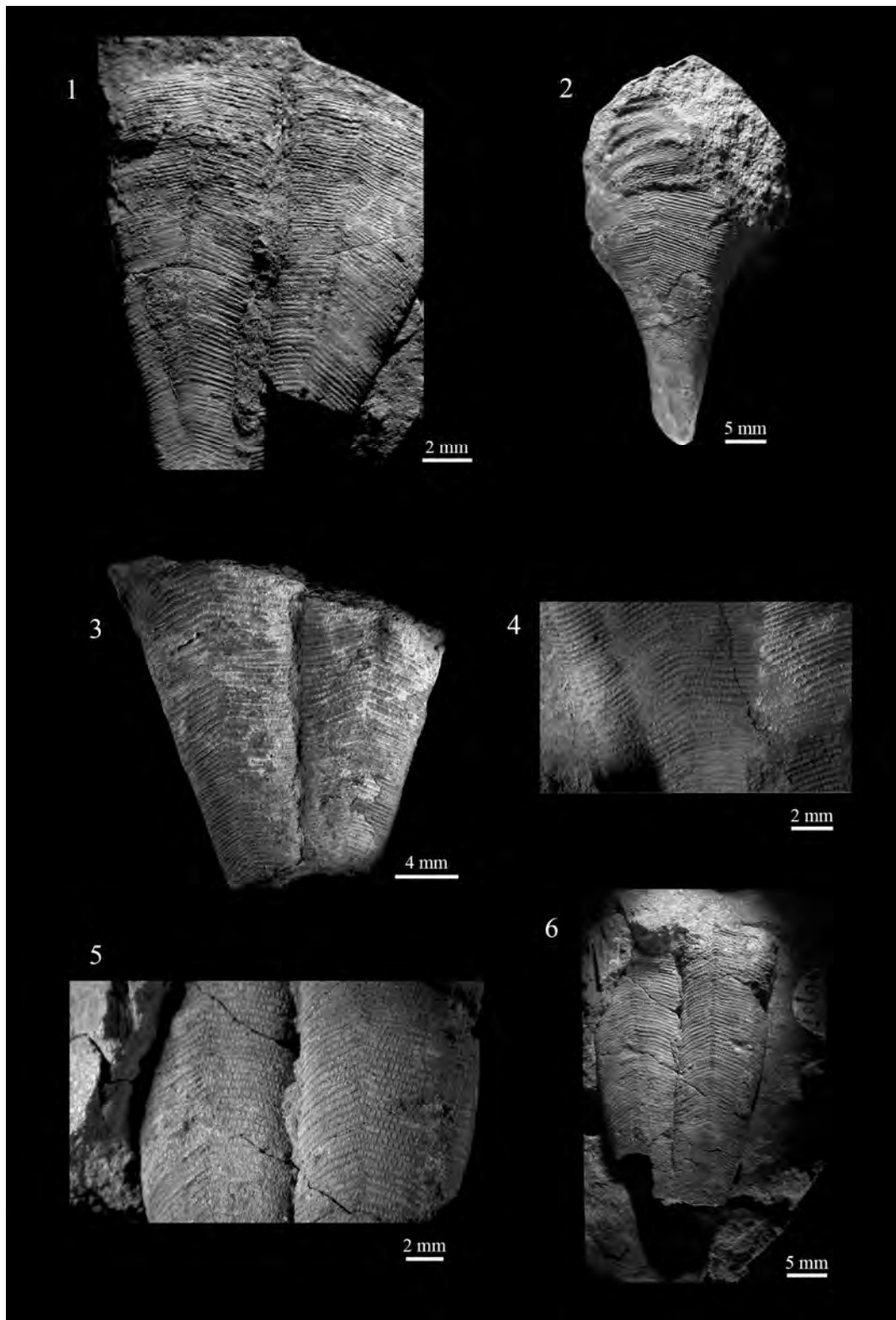


LÁMINA 12

Figuras 1-7: *Conularia planiseptata* Slater, 1907.

G 46753 y G 46843 de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

PG 5091, PG 5104-PG 5105, PG 5108 y PG 5111 de la Starfish Bed (Ordovícico); sin especificar localidad exacta, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Molde positivo y negativo del ejemplar (G 46753).
2. Vista de una de las caras y parte de otra del ejemplar (G 46843). Se puede observar restos de la capa superficial del exoesqueleto.
3. Vista frontal de una de las caras y parte de otra del ejemplar (PG 5111) en molde positivo.
4. Molde positivo del ejemplar (PG 5091) con una sección a la altura de la línea media.
5. Vista frontal del ejemplar (PG 5108) en molde positivo.
6. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (PG 5104) en molde positivo.
7. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (PG 5105) en molde positivo.

LÁMINA 12

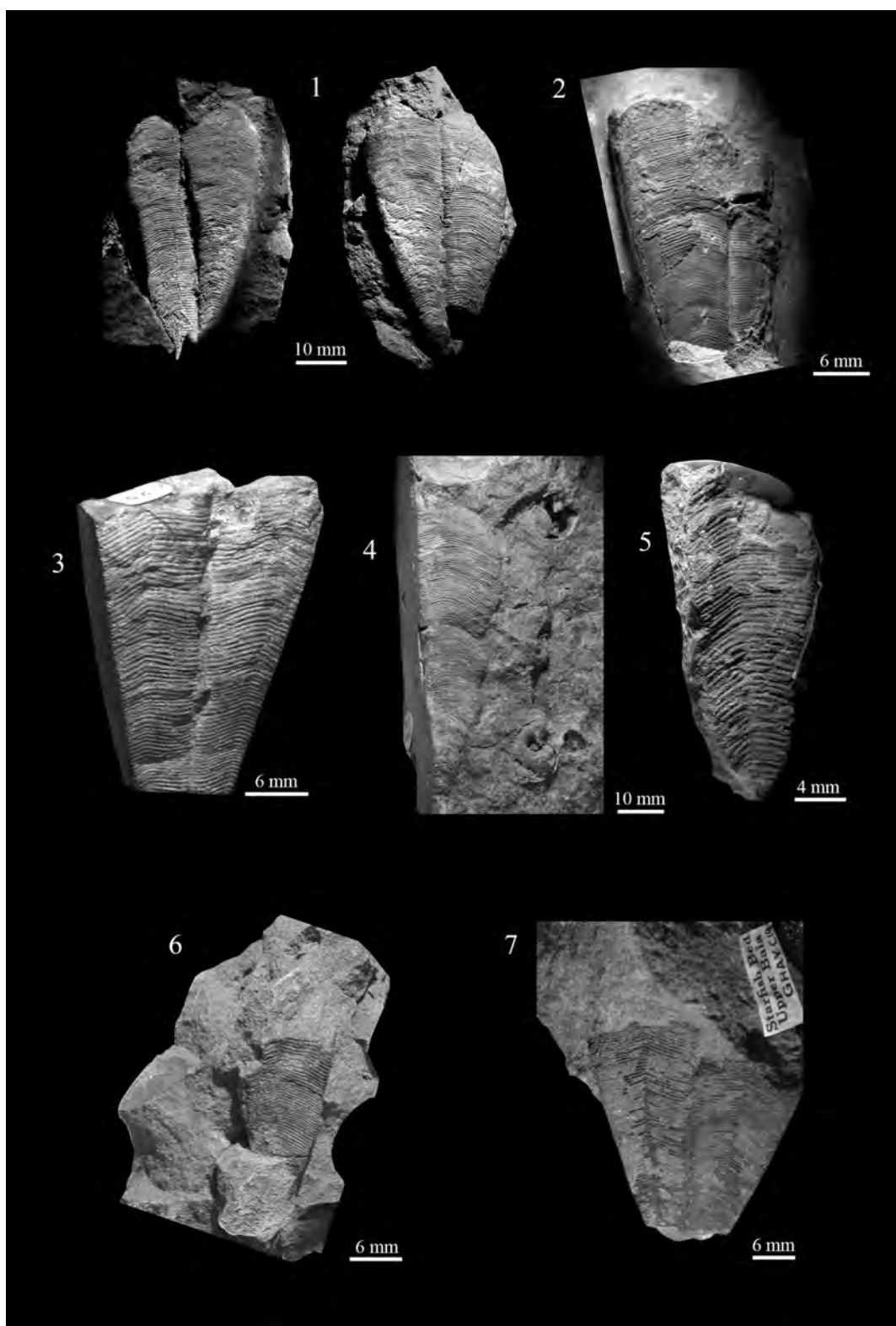


LÁMINA 13

Figuras 1-6: *Conularia plicata* Slater, 1907.

G 46763 (lectotipo) y G 46764 (paralectotipo) de *Conularia plicata* Slater, 1907, de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista frontal del lectotipo (G 46763).
2. Vista oblicua, de un surco angular del lectotipo (G 46763).
3. Vista oblicua, del otro surco angular del lectotipo (G 46763).
4. Vista de detalle de las costillas transversales del lectotipo (G 46763).
5. Vista frontal de una de las caras del paralectotipo (G 46764).
6. Detalle del surco angular del paralectotipo (G 46764).

LÁMINA 13

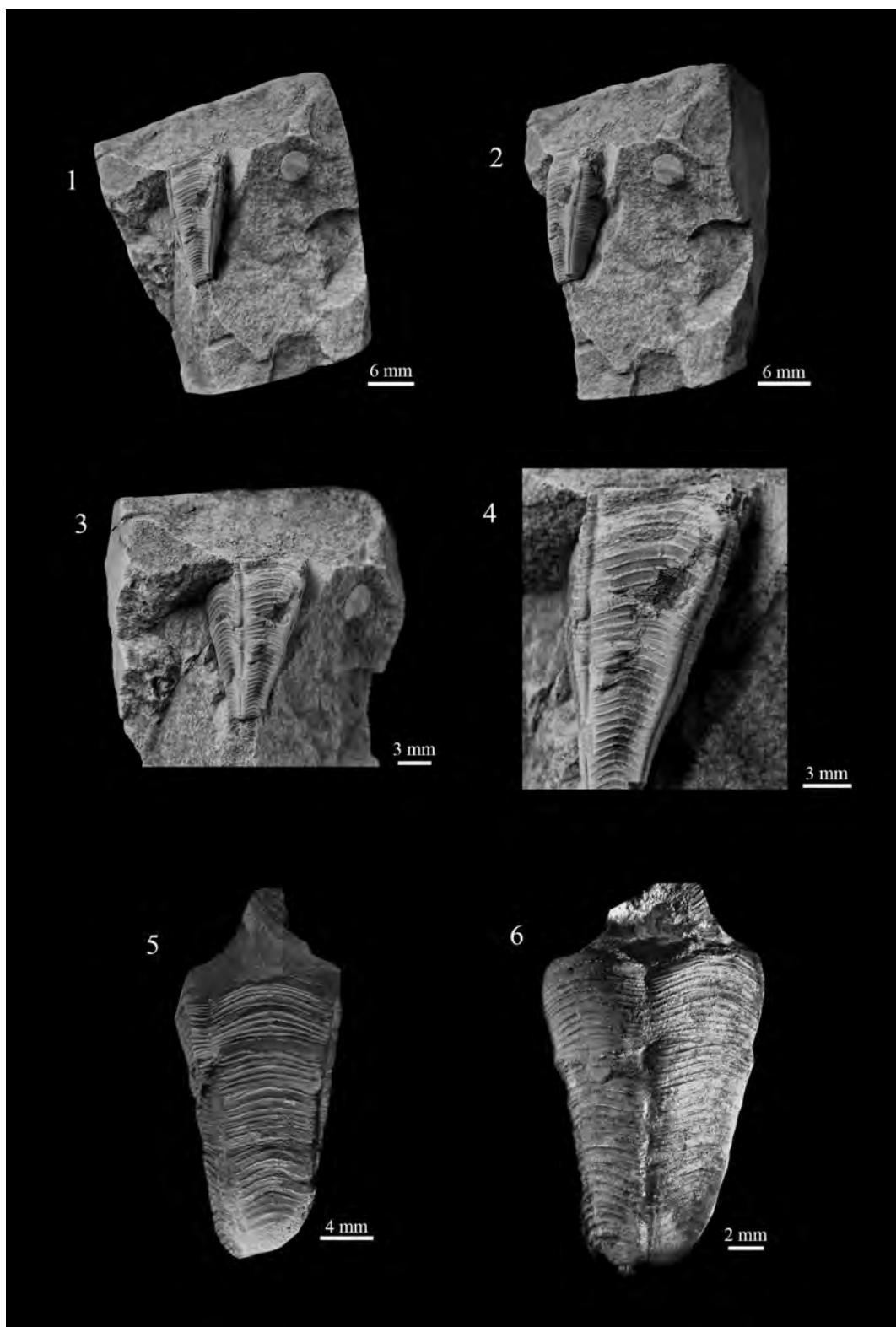


LÁMINA 14

Figuras 1-3: *Ctenoconularia cunctata* (Reed, 1933).

PG 4313 de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (PG 4313) en molde positivo.
2. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (PG 4313) en molde negativo.
3. Detalle de la conexión de las costillas transversales y las crestas intercostales del ejemplar (PG 4313) en el molde positivo.

LÁMINA 14

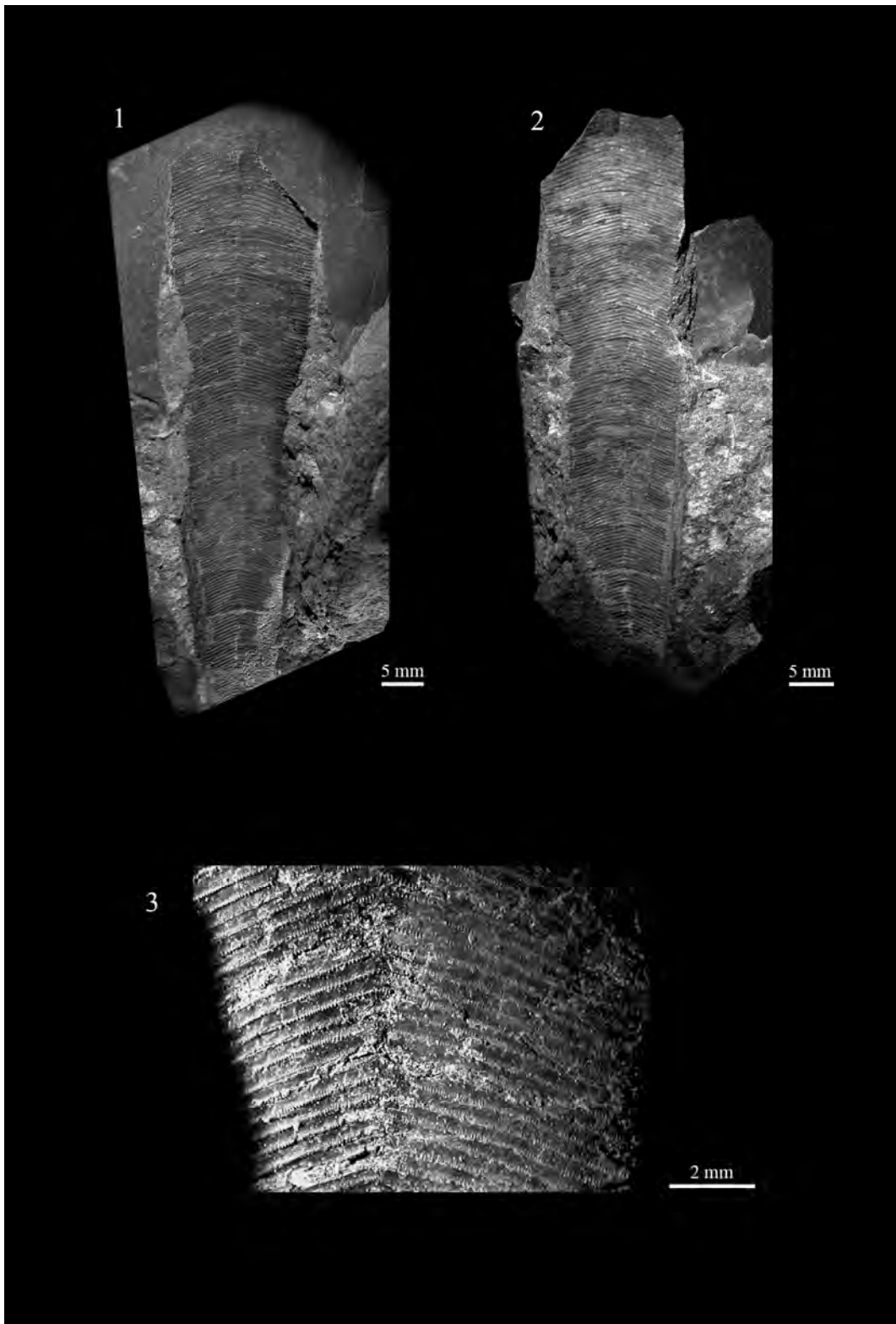


LÁMINA 15

Figuras 1-10: *Ctenoconularia hispida* (Slater, 1907).

G 10041 (holotipo) de *Ctenoconularia hispida* (Slater, 1907), de las Wenlock beds (Silúrico); de Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

G 19129 del Wenlock (Silúrico); de Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

G 46840 (paratipo) y G 46837 de *Ctenoconularia hispida* (Slater, 1907), de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista oblicua, del surco angular y de dos de las caras del holotipo (G 10041) en molde positivo.
2. Detalle de la conexión de las costillas y línea media del holotipo (G 10041) en molde positivo.
3. Detalle de las crestas intercostales adaberturales del holotipo (G 10041) en molde positivo.
4. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 19129) en molde negativo.
5. Detalle de las crestas intercostales adaberturales del ejemplar (G 19129) en molde negativo.
6. Vista frontal de una de las caras del paratipo (G 46840) en molde positivo.
7. Vista frontal de una de las caras del paratipo (G 46840) en molde negativo.
8. Detalle de las crestas intercostales del paratipo (G 46840) en molde positivo.
9. Detalle de las crestas intercostales del paratipo (G 46840) en molde negativo.
10. Vista frontal del ejemplar (G 46837) en molde positivo.

LÁMINA 15

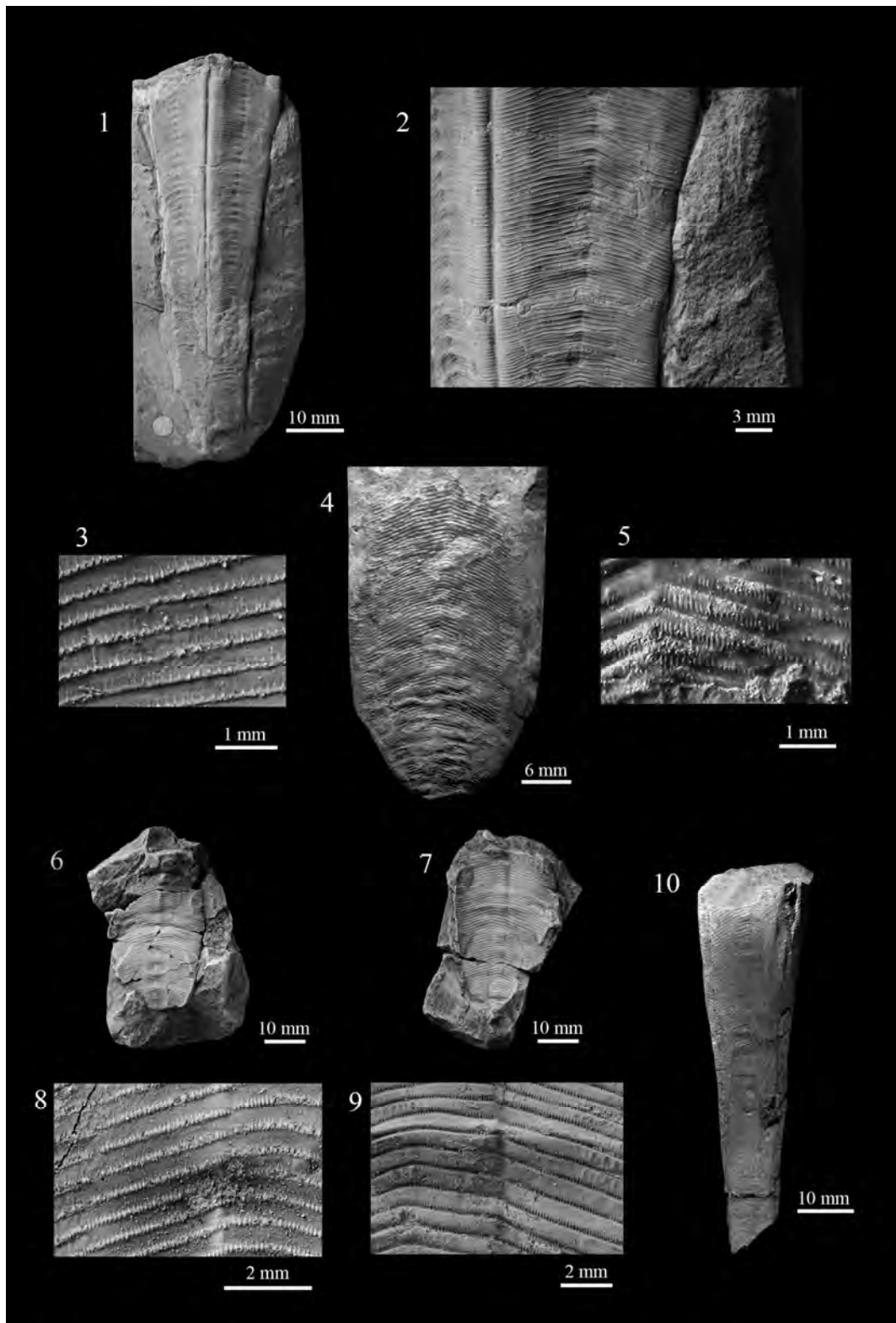


LÁMINA 16

Figuras 1-6: *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893).

G 46629 del Darriwillense (probablemente Stinchar limestone) (Ordovícico); de Craighead, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

G 46609 de la Stinchar limestone (Ordovícico); de Craighead, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

G 46633 de la Balclatchie Group (Ordovícico); de Dow Hill, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

G 46638 y G 46639 de la Balclatchie Group (Ordovícico); de Balclatchie, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 46629), con restos de la concha original.
2. Detalle del surco angular y costillas transversales del ejemplar (G 46629).
3. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 46609), con restos de la concha original.
4. Restos de exoesqueleto, entre los que se conserva una línea media con su prolongación abertural (G 46633), con restos de la concha original. Probablemente un individuo joven con las costillas apenas sin marcar.
5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 46638), con restos de la concha original.
6. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del ejemplar (G 46639), con la concha original.

LÁMINA 16

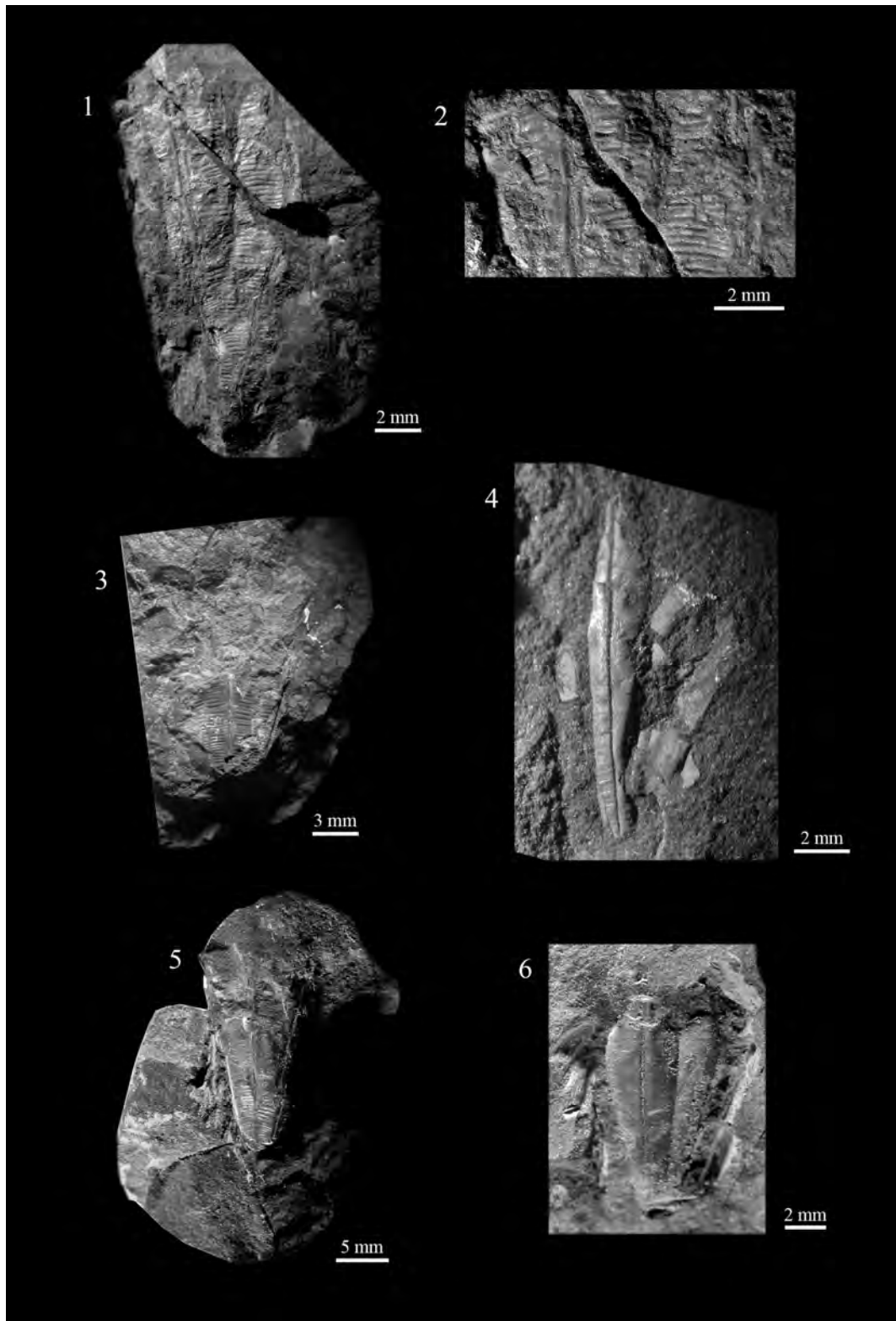


LÁMINA 17

Figuras 1-4: *Eoconularia linnarssoni* (Holm, 1893).

G 46605 y G 46606 de la Stinchar limestone (Ordovícico); de Craighead, Girvan, en Ayrshire (Escocia).

1. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 46605).
2. Detalle del surco angular, líneas medias y costillas transversales del ejemplar (G 46605).
3. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 46606).
4. Detalle de las terminaciones aberturales triangulares casi completas (G 46606).

LÁMINA 17

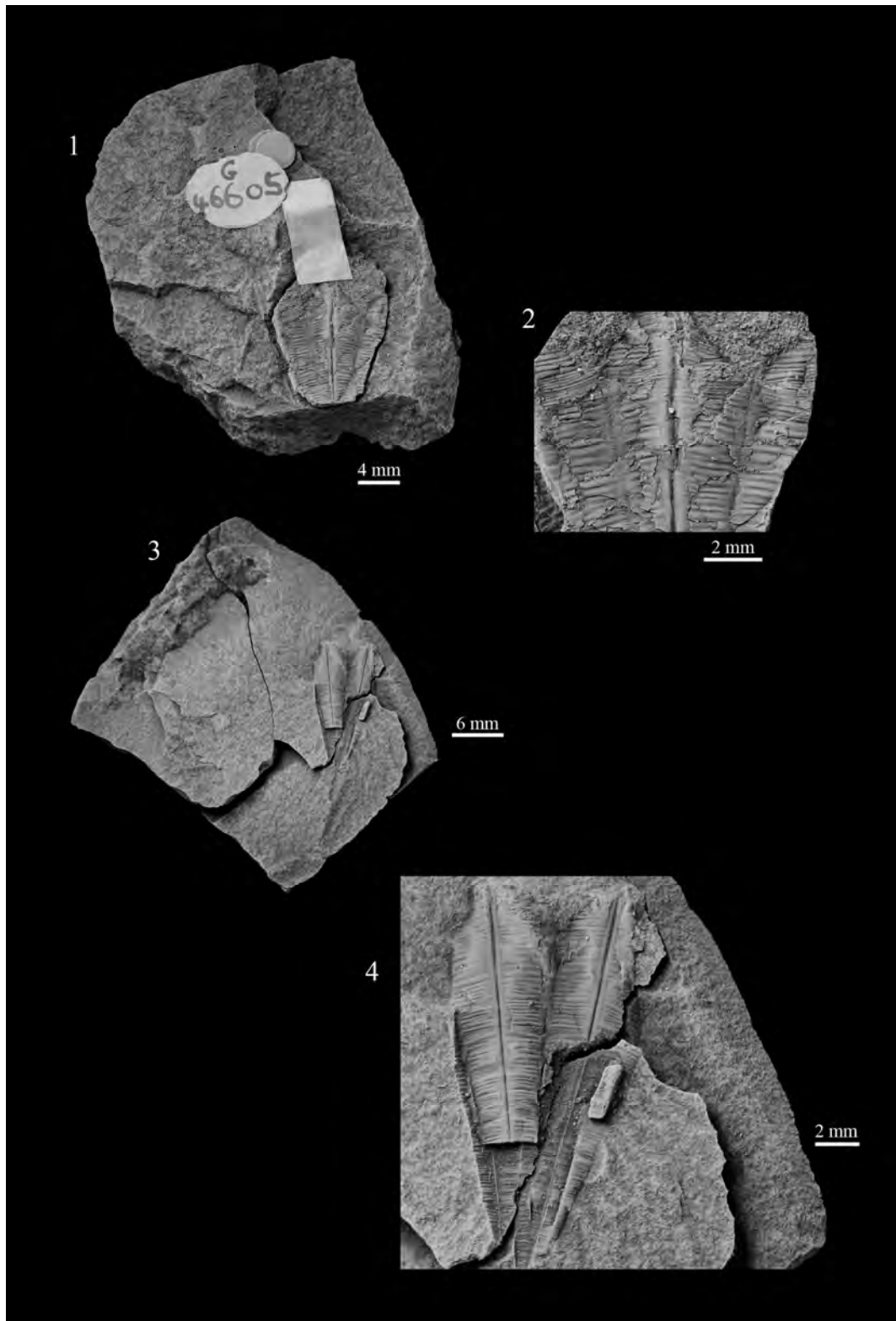


LÁMINA 18

Figuras 1-9: *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867).

80387c, 80219c, 80219d, 80219, 80386d y 80387e del Ordovícico Superior; de Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa).

80219k del Ordovícico; de Veselá (= Wesela) (República Checa).

G 1478 del Ordovícico Superior; de Drabov (República Checa).

1. Vista oblicua, de la arista del ejemplar (80387c).
2. Individuo (80219c) con sección transversal cuadrada en la zona proximal y triangular en la distal.
3. Individuo (80219d) con sección transversal cuadrada en la zona proximal y triangular en la distal.
4. Vista frontal de una de las caras y se puede observar parte de la adyacente del ejemplar (80219) en molde positivo.
5. Detalle de costillas muy difusas y tubérculos apenas observados (80219).
6. Vista frontal del ejemplar (80219k) en el que se puede observar la arista surcada.
7. Vista frontal del ejemplar (G 1478) en la que se puede observar la arista surcada sólo en la parte inferior.
8. Vista frontal de ejemplar (80386d).
9. Vista frontal de una de las caras y parte de la otra de un individuo joven (80387e).

LÁMINA 18

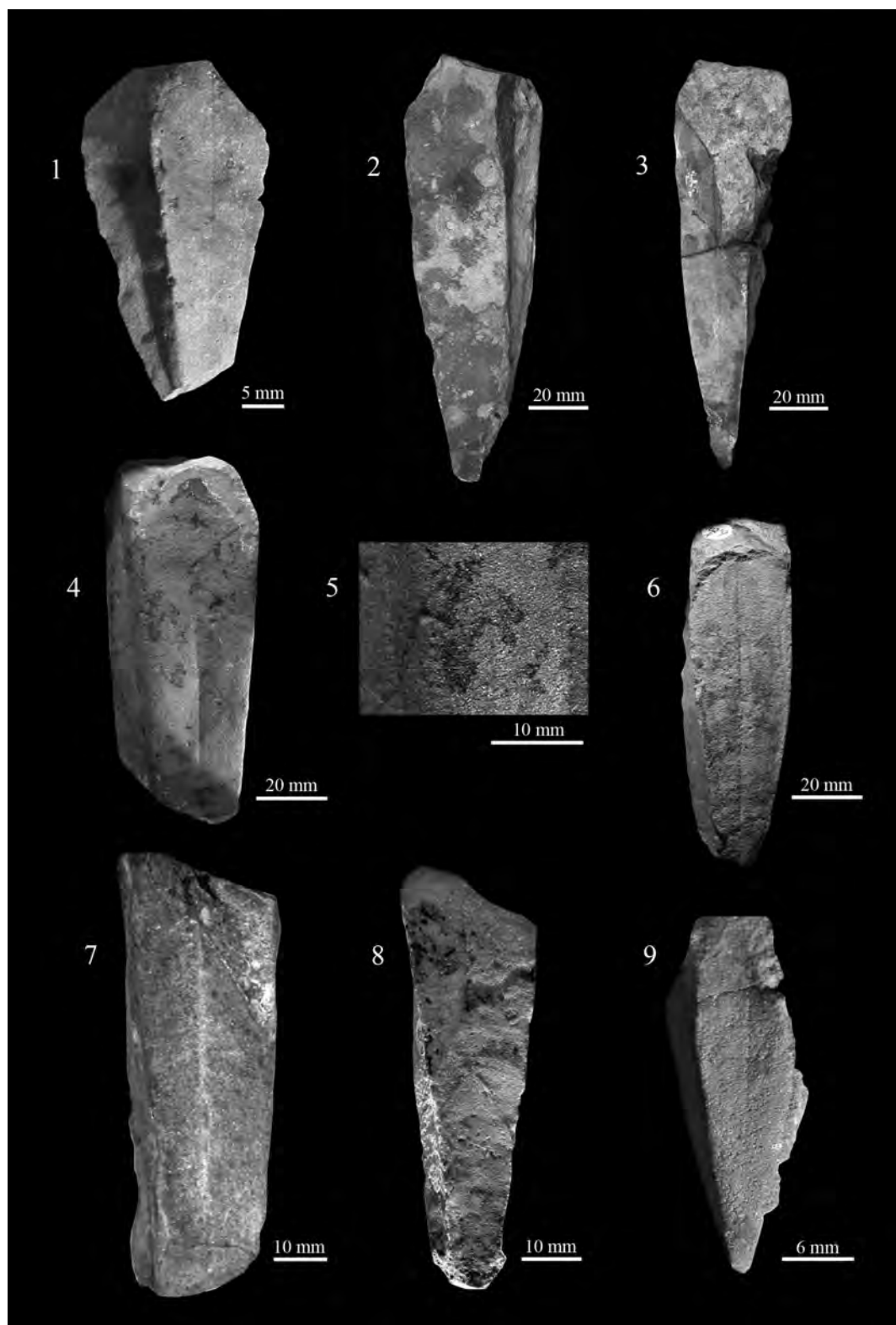


LÁMINA 19

Figuras 1-7: *Metaconularia anomala* (Barrande, 1867).

80386e, 80215b y 80215e del Ordovícico Superior; del Mt. Ded (= Mt. Drabov) (República Checa).

80388 del Ordovícico; de Veselá (= Wesela) (República Checa).

G 1478 del Ordovícico Superior; de Drabov (República Checa).

1. Vista frontal del ejemplar (80386e).
2. Detalle del tabique apical redondeado (80386e).
3. Detalle de la línea media del ejemplar (80388).
4. Vista frontal de dos ejemplares (con la misma sigla 80388).
5. Detalle de costillas transversales muy suaves (G 1478) en el que se observa la arista surcada.
6. Detalle de costillas transversales muy suaves (80215b).
7. Detalle de costillas transversales muy suaves (80215e).

LÁMINA 19

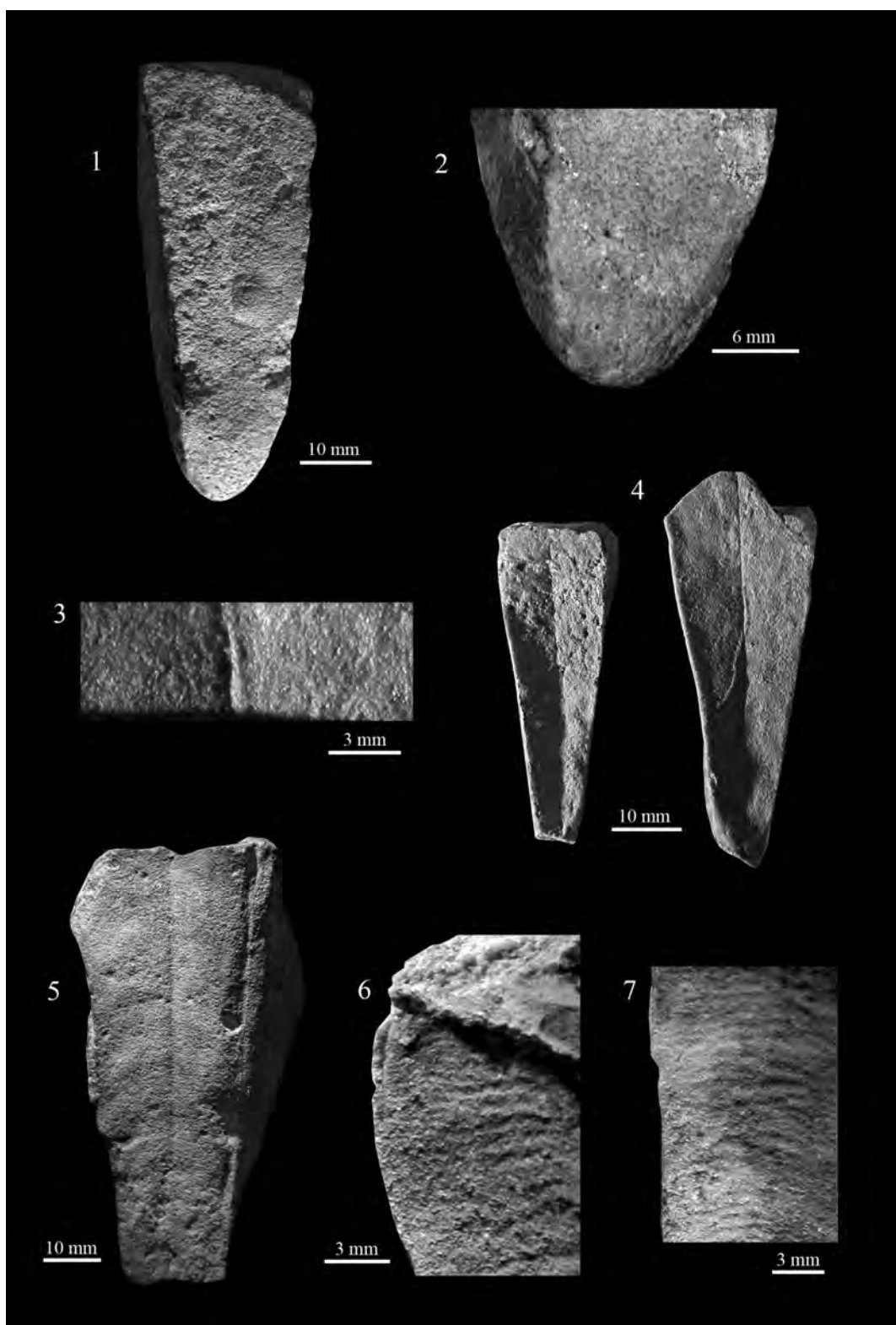


LÁMINA 20

Figuras 1-6: *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884).

G 5373, G 4603 y G 12243 del Ludlow inferior (Silúrico); de Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

G 12578 del Ludlow inferior (Silúrico); de Leintwardine, en Herefordshire (Inglaterra).

1. Vista frontal de una de las caras y parte de otra adyacente, y con terminaciones aberturales ejemplar (G 5373) en molde positivo.
2. Detalle de la línea media y las líneas secundarias (G 5373).
3. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 4603) en molde negativo.
4. Detalle de las líneas secundarias (G 4603).
5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 12243) en molde positivo. En este ejemplar las líneas secundarias tienen un color distinto del resto del exoesqueleto.
6. Detalle de la línea media y las líneas secundarias del ejemplar (G 12578) en molde positivo.

LÁMINA 20

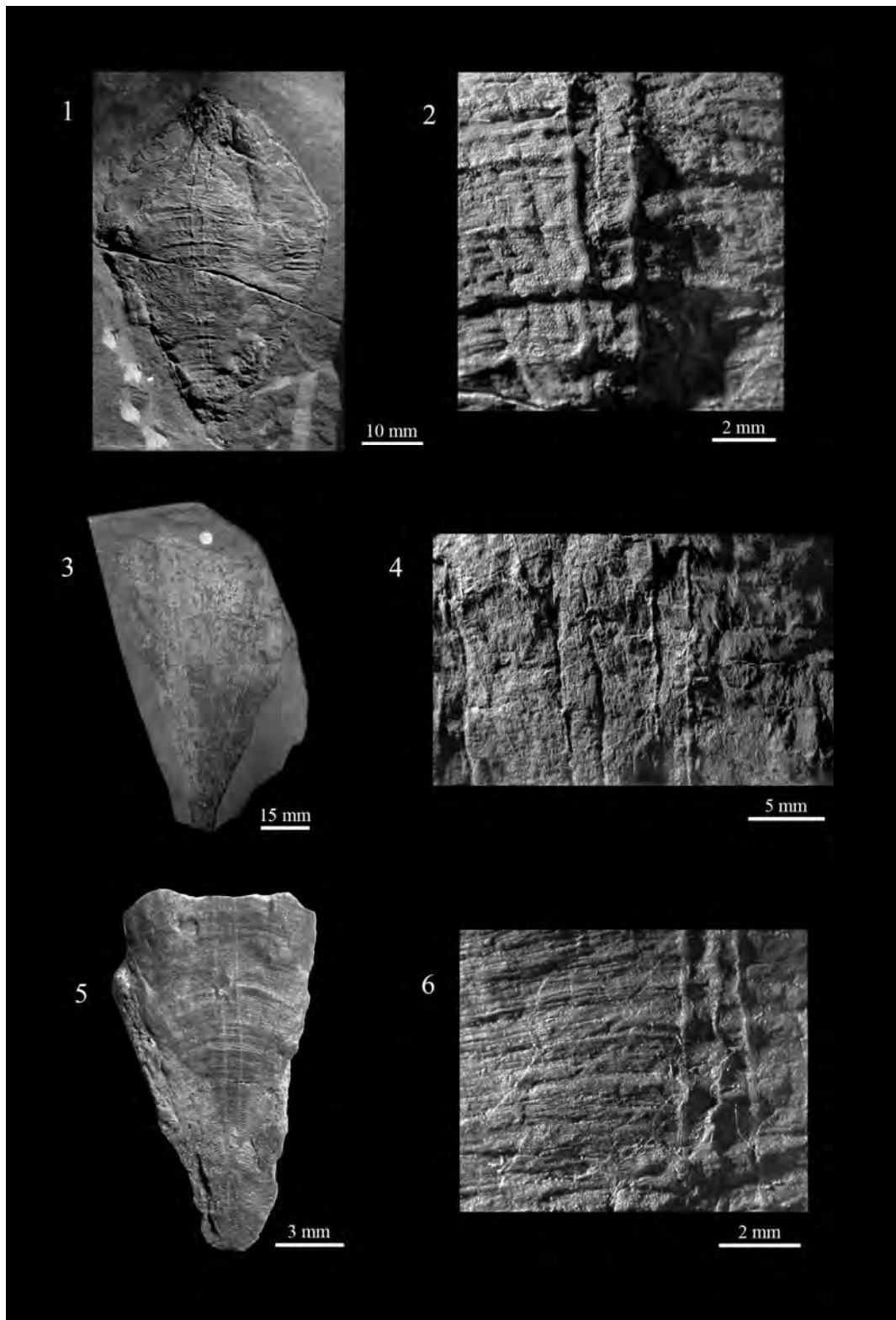


LÁMINA 21

Figuras 1-4: *Metaconularia aspersa* (Lindström, 1884).

PG 4438 del Ludlow inferior (Silúrico); de Church Hill, en Herefordshire (Inglaterra).

Ejemplar sin sigla del *Geological Survey* (Champaign, Illinois), de la Leitchfield Shale (Silúrico); de Blue Island (Illinois). Cortesía del Dr. Heyo Van Iten, Hanover College (Indiana) que tenía el espécimen en préstamo.

1. Vista frontal de dos de las caras, con terminaciones aberturales ejemplar (PG 4438) en molde positivo.
2. Detalle de la línea media y las líneas secundarias y la unión entre las dos caras (PG 4438).
3. Vista frontal de dos de las caras (sin sigla del *Geological Survey* (Champaign, Illinois)) en molde positivo.
4. Vista de detalle de los tubérculos (sin sigla del *Geological Survey* (Champaign, Illinois)).

Figura 5: *Metaconularia cf. aspersa* (Lindström, 1884).

Ejemplar de la Maquoketa Formation, Elgin Member (Ordovícico); procedente de Iowa –cortesía del Dr. Heyo Van Iten, Hanover College, Indiana–).

5. Impresión de dos de las caras de un ejemplar (Maquoketa Formation, Iowa).

LÁMINA 21

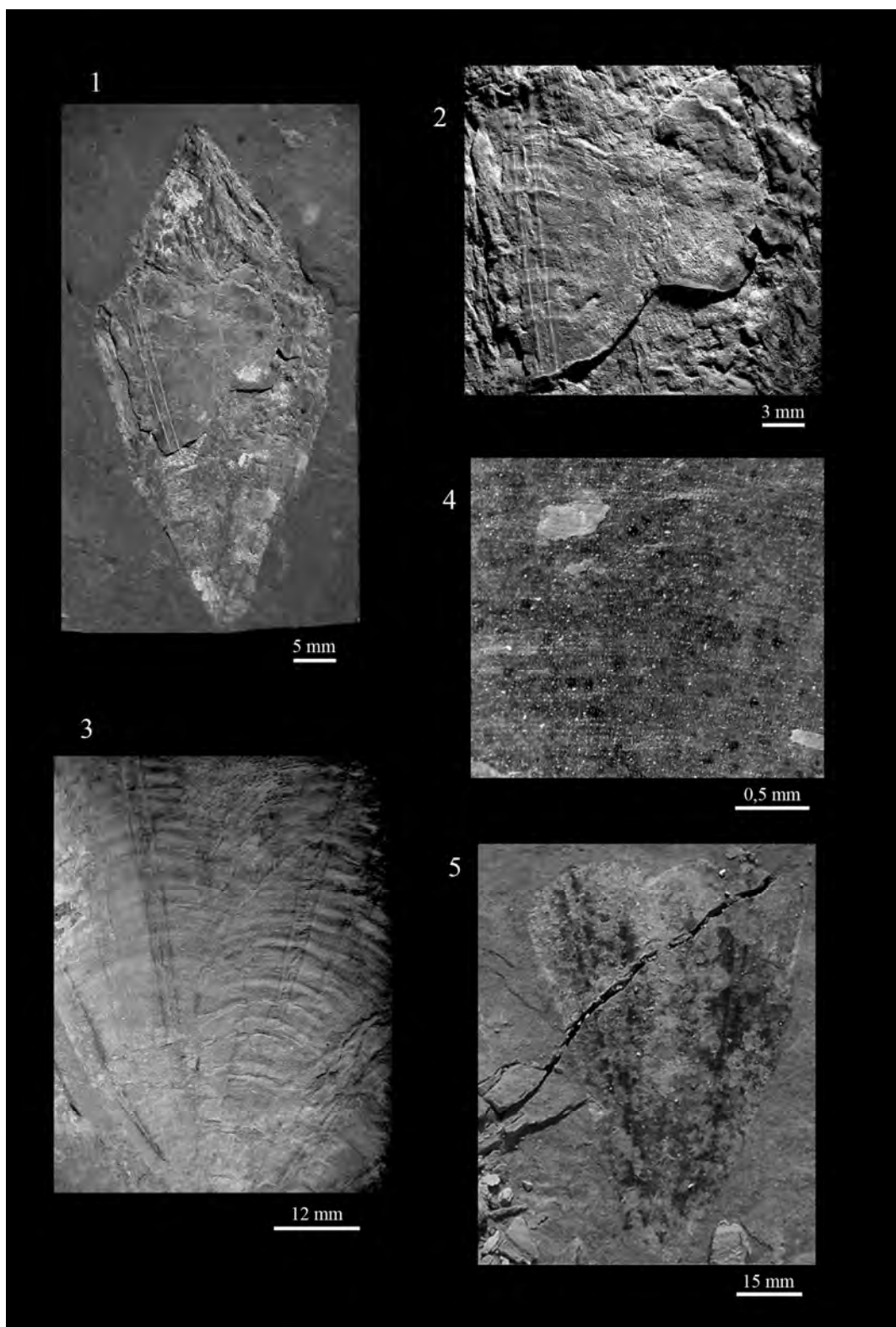


LÁMINA 22

Figuras 1-4: *Metaconularia punctata* (Slater, 1907).

G 46879 (lectotipo) del Saugh Hill Group (Silúrico); de Wooland Point, en Girvan (Escocia).

G 46881 (paralectotipo) del Penkill Group (Silúrico); de Penkill, en Girvan (Escocia).

1. Vista frontal de una de las caras del lectotipo (G 46879) en molde positivo.
2. Detalle de las líneas secundarias del lectotipo (G 46879).
3. Vista frontal de una de las caras del paralectotipo (G 46881) en molde positivo.
4. Detalle de los tubérculos del paralectotipo (G 46881).

Figuras 5-6: *Metaconularia cf. punctata* (Slater, 1907).

G 21335 del Ordovícico Inferior; de Dwyros Farm, en Carnavonshire (Gales).

5. Detalle de las líneas secundarias del ejemplar (G 21335) en molde negativo.
6. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 21335) en molde positivo la parte más proximal.

LÁMINA 22

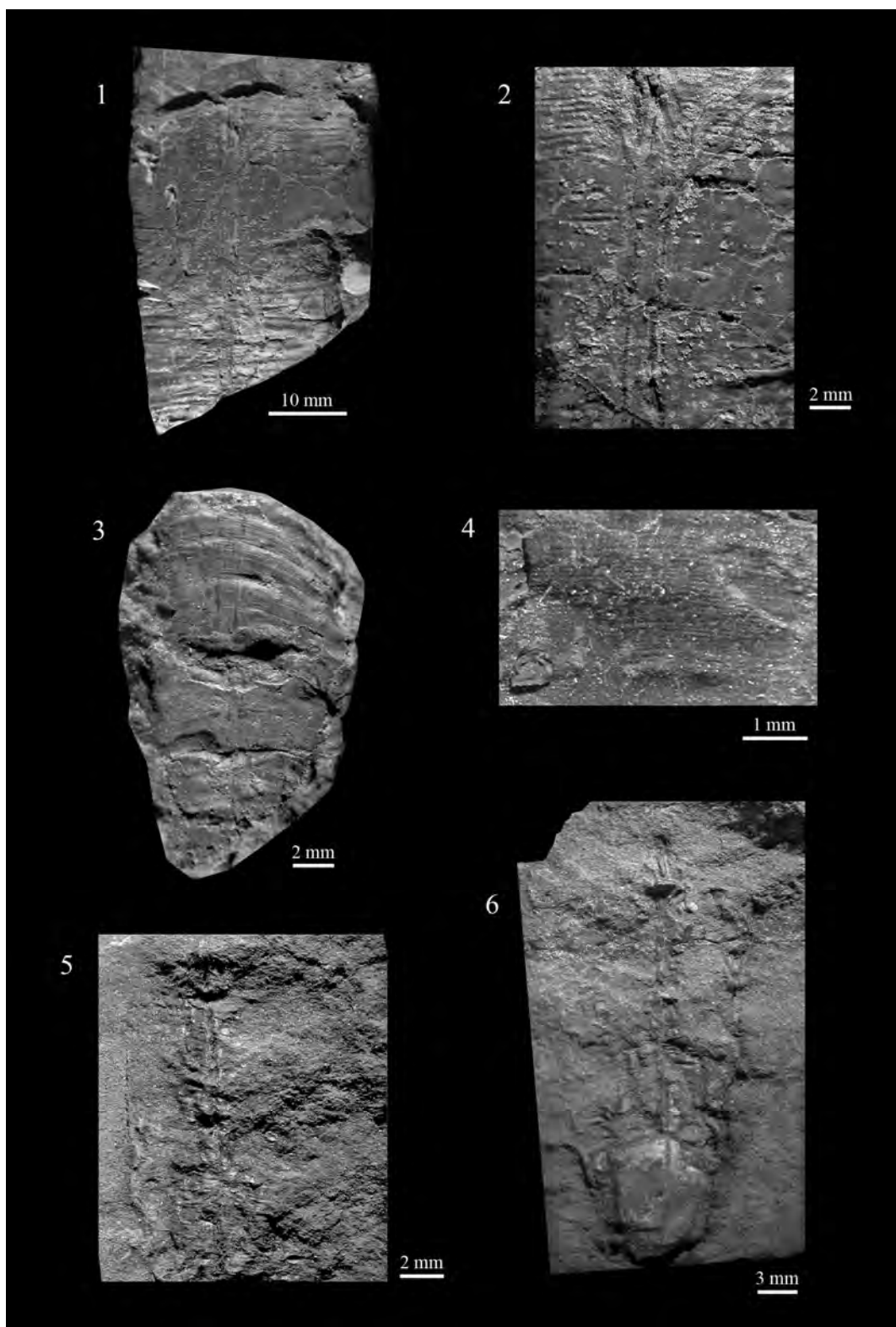


LÁMINA 23

Figuras 1-7: *Metaconularia pyramidata* (Hoeninghaus, 1832).

C 3408d (neotipo), C 3407 y C 3409a del Grés de May (Ordovícico); de May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).

Sin sigla del Ordovícico; de May-sur-Orne, en Calvados (Normandía).

G 15294 de la Budleigh Salterton Pebble Beds (Triásico –procedente de Ordovícico reelaborado–); de Budleigh-Salterton, en Devonshire (Inglaterra).

1. Vista oblicua del neotipo (C 3408d) en molde positivo.
2. Otra vista oblicua del neotipo (C 3408d) en la que se puede observar las costillas transversales, línea media y surco angular.
3. Vista frontal de una de las caras de un molde positivo conservado en tres dimensiones (G 3407).
4. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (sin sigla) en molde positivo.
5. Vista frontal de una de las caras de un molde positivo conservado en tres dimensiones (G 3409a).
6. Vista frontal de una de las caras de un molde positivo conservado en tres dimensiones (G 15294).
7. Detalle de la línea media (G 15294).

LÁMINA 23

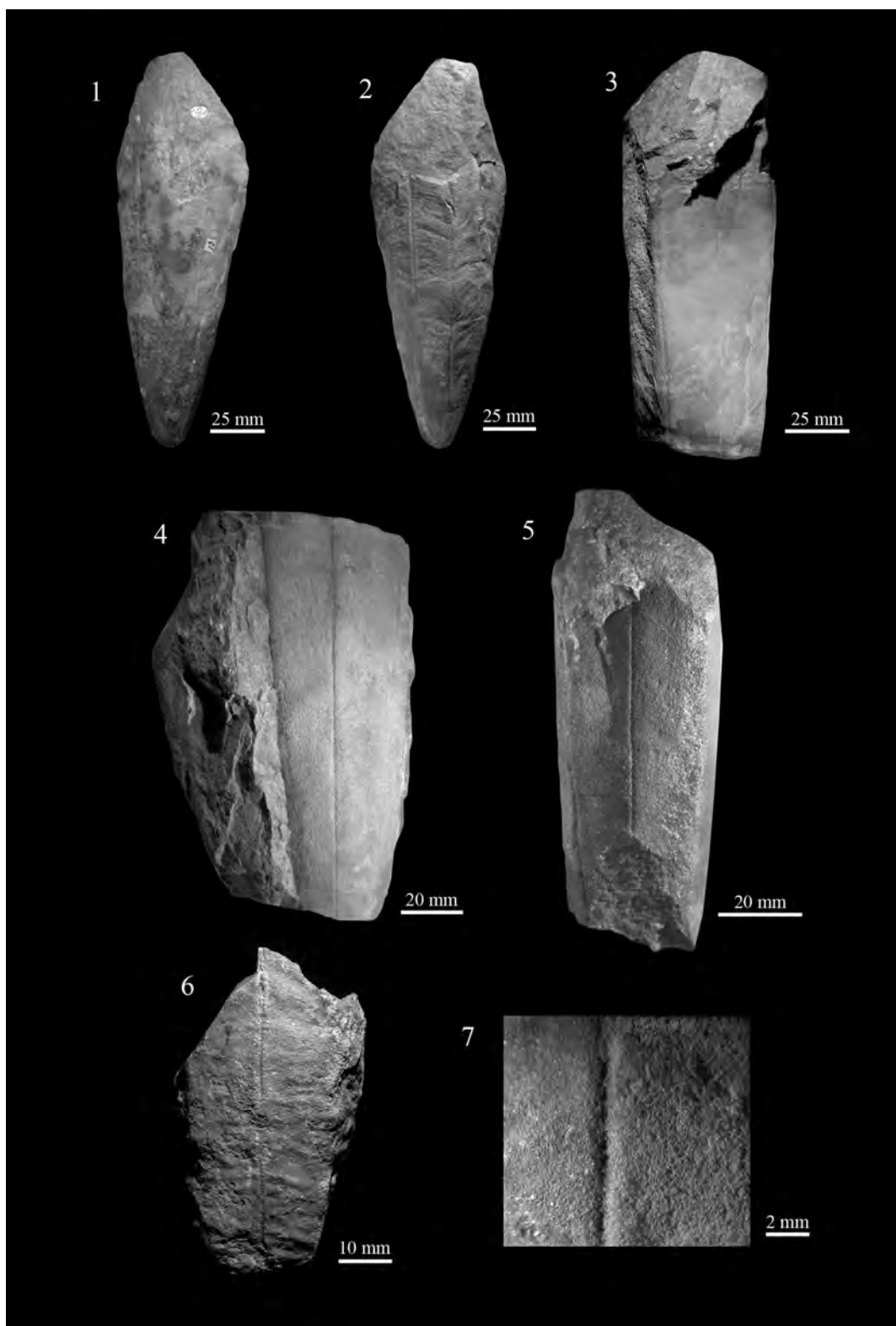


LÁMINA 24

Figuras 1-8: *Metaconularia slateri* (Reed, 1933).

250038 de la Starfish Bed (Ordovícico); al S de Thraive Farm, en Girvan (Escocia).

G 46796, G 46810, PG 4251 y G 46719 de la Starfish Bed (Ordovícico); de Thraive Farm, en Girvan (Escocia).

1. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del ejemplar (250038) en molde positivo.
2. Vista frontal de una de las caras y parte otra de un ejemplar muy deformado (G 46796) en molde positivo.
3. Detalle de los tubérculos (G 46796).
4. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del ejemplar (G 46810) en molde positivo.
5. Detalle de los tubérculos (G 46810).
6. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (PG 4251) en molde positivo.
7. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente de un ejemplar aplastado muy fragmentado (G 46710).
8. Detalle de los tubérculos (G 46710).

LÁMINA 24

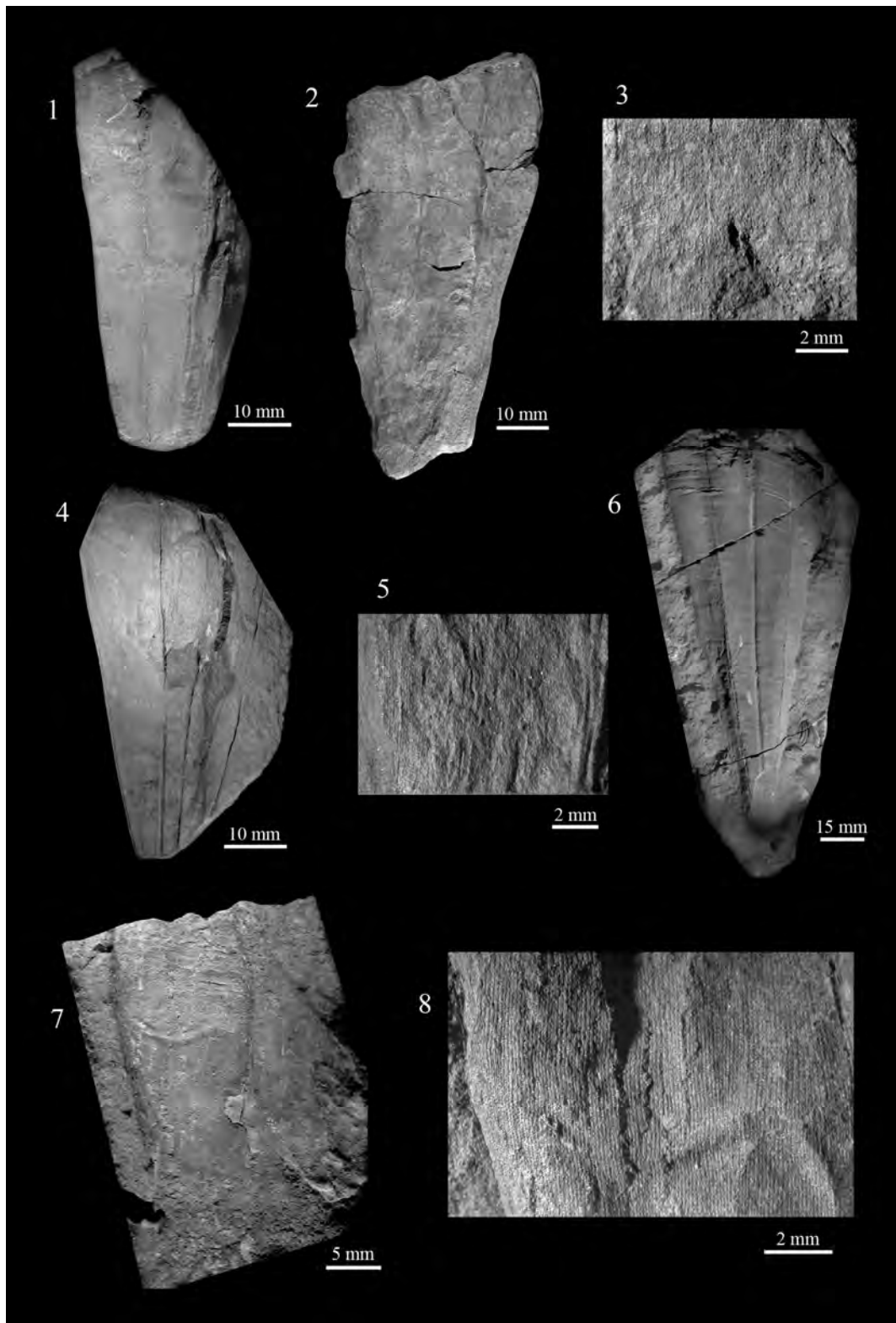


LÁMINA 25

Figuras 1-6: *Metaconularia sowerbyi* (Verneuil, 1845).

G 11799 (neotipo) de la Wenlock Limestone (Silúrico); de Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra).

G 461 del Wenlock (Silúrico); de Dudley, en Worcestershire (Inglaterra).

G 17501 del Wenlock (Silúrico); de Builwas Bridge, en Shropshire (Inglaterra).

PG 4428 de la *Pentamerus* sandstone (Silúrico); de Norbury, en Shropshire (Inglaterra).

1. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del neotipo (G 11799) en molde positivo.
2. Detalle del surco angular (G 11799).
3. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 461) en molde positivo.
4. Detalle del surco angular (G 461).
5. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 17501) en molde positivo.
6. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del ejemplar (PG 4428).

LÁMINA 25

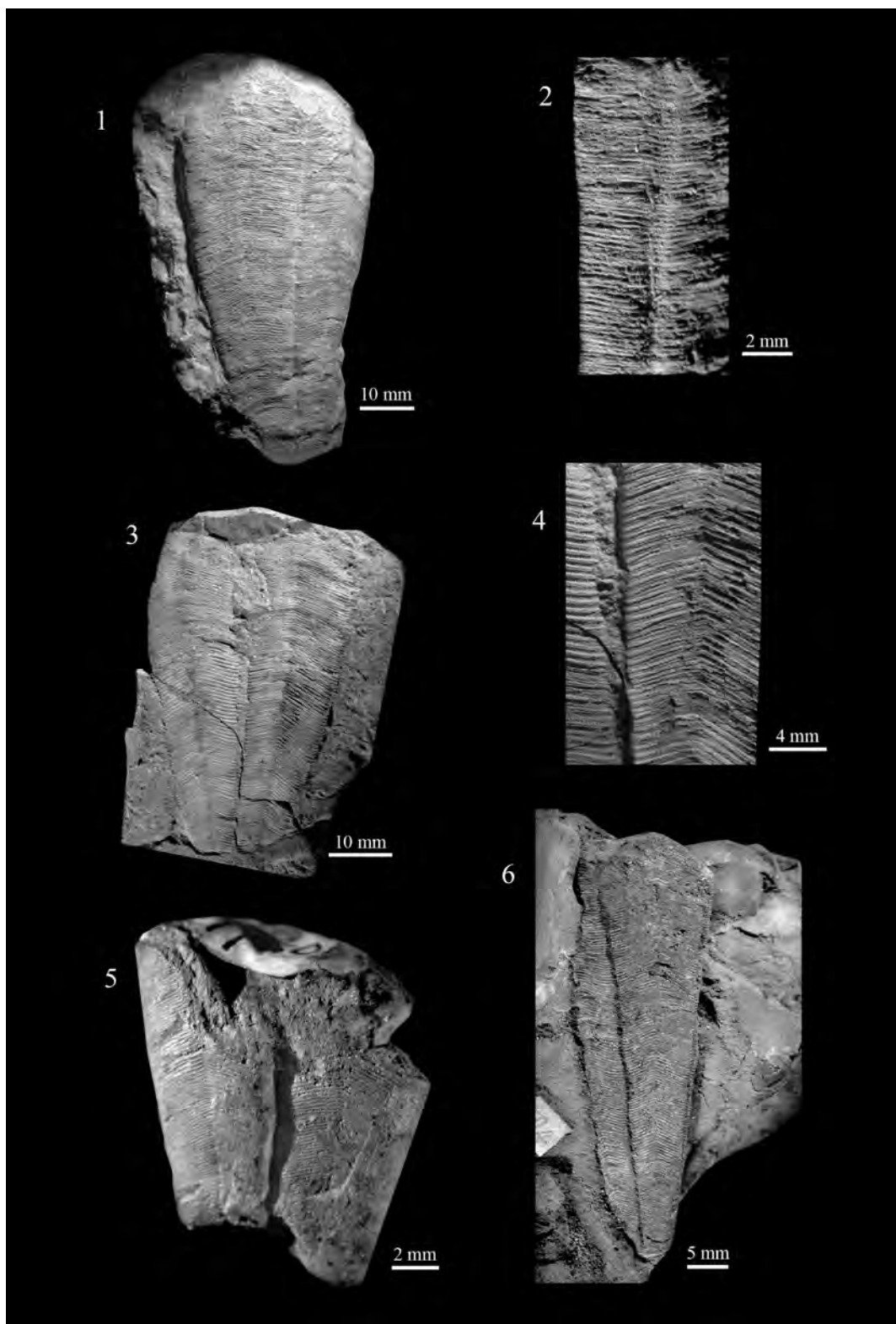


LÁMINA 26

Figuras 1-9: *Notoconularia inornata* (Dana, 1849).

G 5224 del Pérmico-Carbonífero de localidad desconocida de Australia.

G 17334 y G 17335 del Pérmico-Carbonífero; de Stony Creek, en Nueva Gales del Sur (Australia).

G 32783 del Pérmico-Carbonífero; de Branxton, en Nueva Gales del Sur (Australia).

PG 4264 y PG 4265 probablemente del Cisuraliense (Pérmico); de Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia).

1. Dos ejemplares (G 5224) en molde negativo en los que se observa dos caras adyacentes y el surco angular característico del género.
2. Detalle del surco angular de uno de los ejemplares (G 5224).
3. Fragmento de exoesqueleto (G 17334).
4. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 32783) del molde positivo en tres dimensiones.
5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (PG 4264) en molde negativo.
6. Vista de una de las caras del ejemplar (G 17335) en molde positivo en tres dimensiones. También se observa el surco angular característico del género.
7. Vista de otra de las caras del ejemplar (G 17335) en molde positivo en tres dimensiones. Esta cara más estrecha que la adyacente.
8. Vista de una de las caras del ejemplar (PG 4265) en molde positivo en tres dimensiones.
9. Vista de otra de las caras del ejemplar (PG 4265) en molde positivo en tres dimensiones. Desde esta vista se observa el encurvamiento del ejemplar.

LÁMINA 26

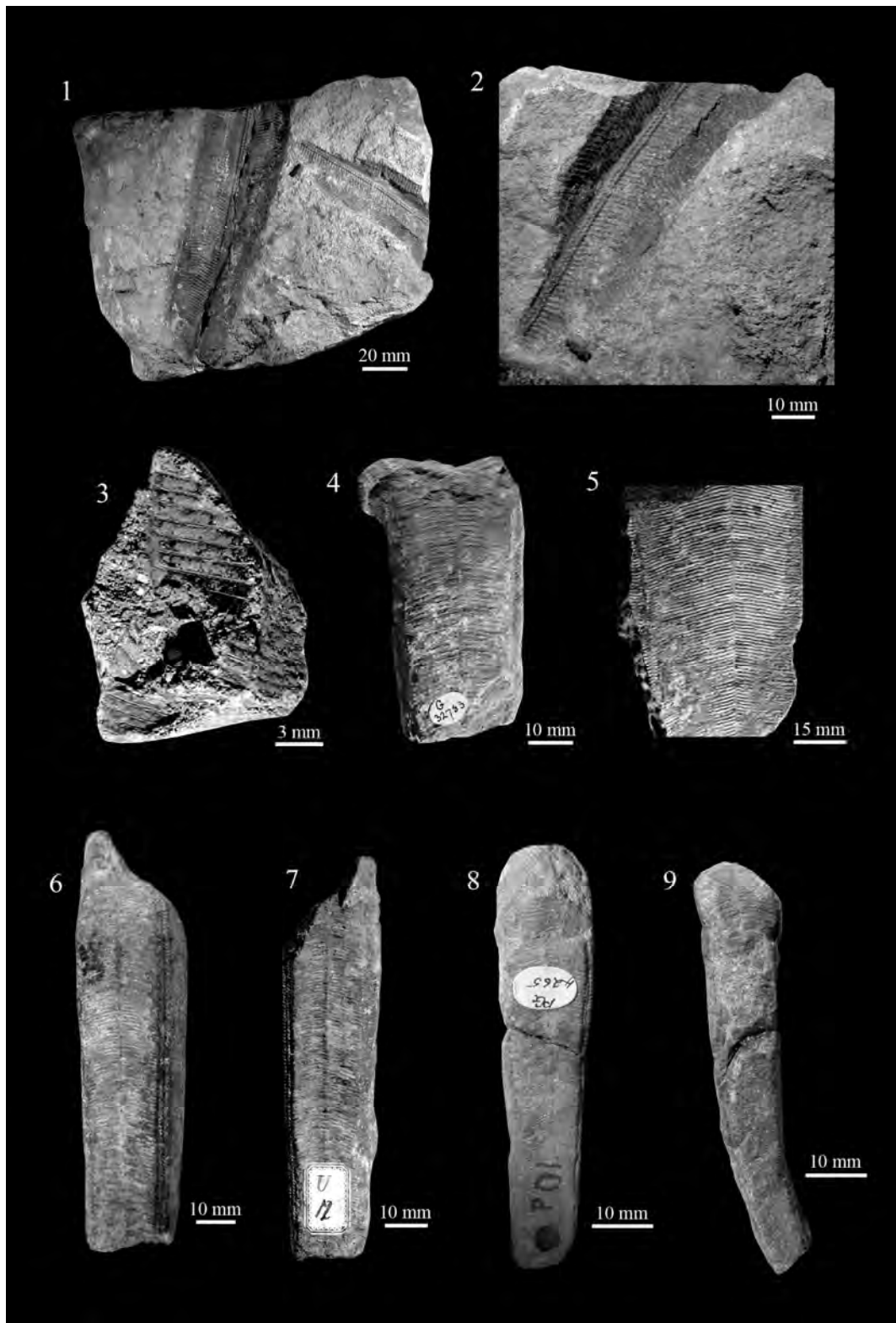


LÁMINA 27

Figuras 1-2: *Notoconularia neozeolandensis* sp. nov.

G 37495 (holotipo) de la Carnian Formation (Triásico); de Otamita, en Hokonui Hills (Nueva Zelanda).

1. Vista oblicua del holotipo (G 37495) del que se conserva molde positivo en tres dimensiones y negativo.
2. Detalle del surco angular del holotipo (G 37495).

Figuras 3-4: *Paraconularia acuta* (Roemer, 1843).

G 19558 del Ibergerkalk (Devónico); de Grund, NO de Harz (Alemania).

G 19559 del Ibergerkalk (Devónico); de Winterberg, NO de Harz (Alemania).

3. Vista frontal de la única cara que se conserva (G 19558).
4. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 19559) del molde positivo en tres dimensiones.

Figuras 5-6: *Paraconularia acutirilata* (Fletcher, 1938).

G 17336 del Pérmico-Carbonífero de Nueva Gales del Sur (Australia).

5. Vista oblicua del ejemplar (G 17336) en molde positivo en tres dimensiones.
6. Detalle del surco angular del ejemplar (G 17336).

Figuras 7-8: *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856).

G 19556 de las Bokkeveld Beds (Devónico); de Cedarberg (Sudáfrica).

19 sin registrar estratigrafía, ni localidad geográfica.

7. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 19556) en molde positivo en tres dimensiones.
8. Dos caras del ejemplar (19) en molde negativo.

LÁMINA 27

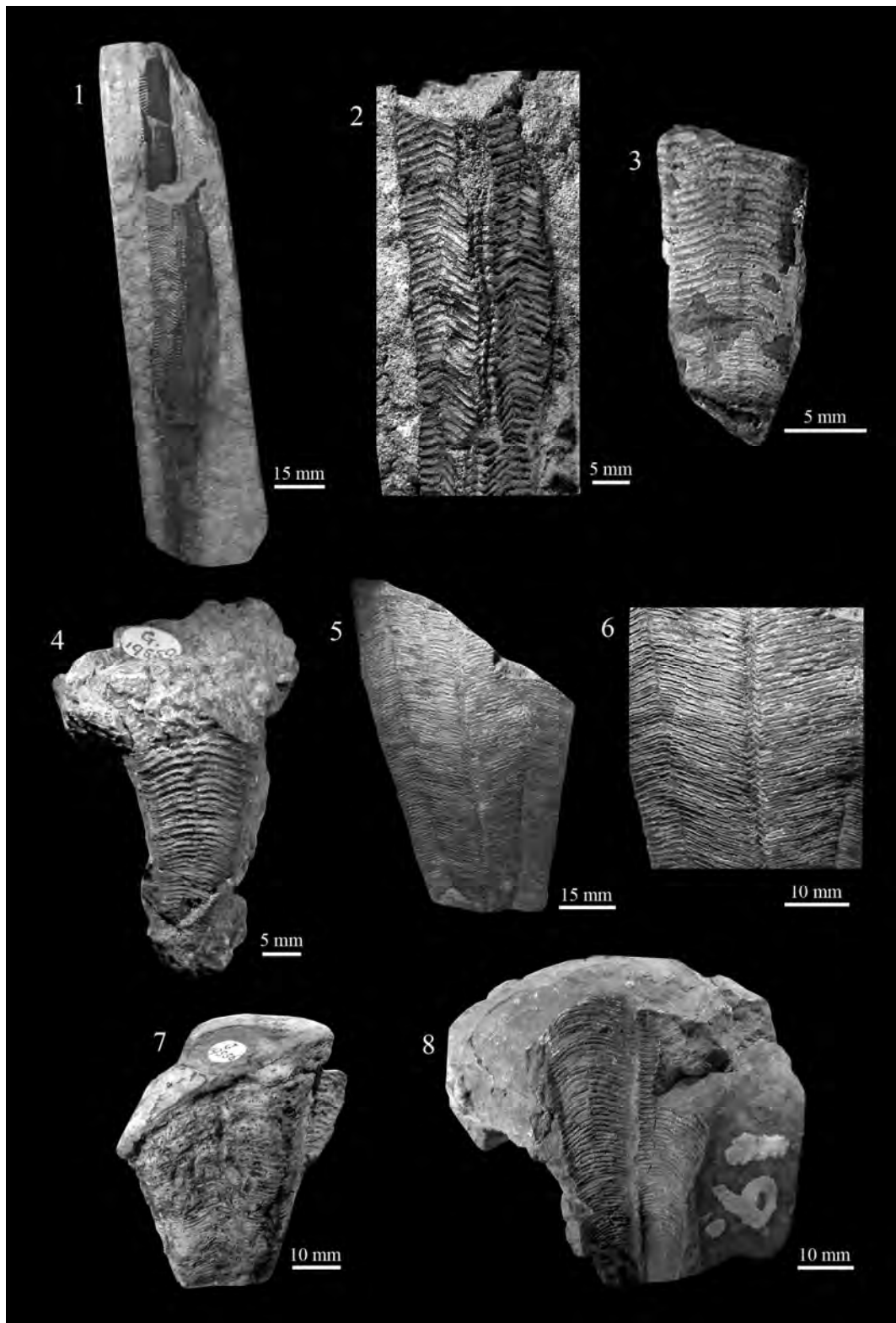


LÁMINA 28

Figuras 1-6: *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856).

PG 4278 (paralectotipo) y PG 4279 (lectotipo) de las Bokkeveld Beds (Devónico); de Cedarberg (Sudáfrica).

733 de las Bokkeveld Beds (Devónico); de Hex River (Sudáfrica).

19 sin registrar estratigrafía, ni localidad geográfica.

1. Vista frontal de una de las caras del paralectotipo (PG 4278) en molde positivo en tres dimensiones.
2. Detalle de la conexión de las costillas transversales en la línea media del paralectotipo (PG 4278).
3. Vista frontal de una de las caras del ejemplar del lectotipo (PG 4279) en molde positivo.
4. Detalle de la conexión de las costillas transversales en la línea media del lectotipo (PG 4279).
5. Vista frontal de un ejemplar (733), en molde positivo en tres dimensiones, con encurvamiento apical.
6. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (19) en molde positivo en tres dimensiones.

LÁMINA 28

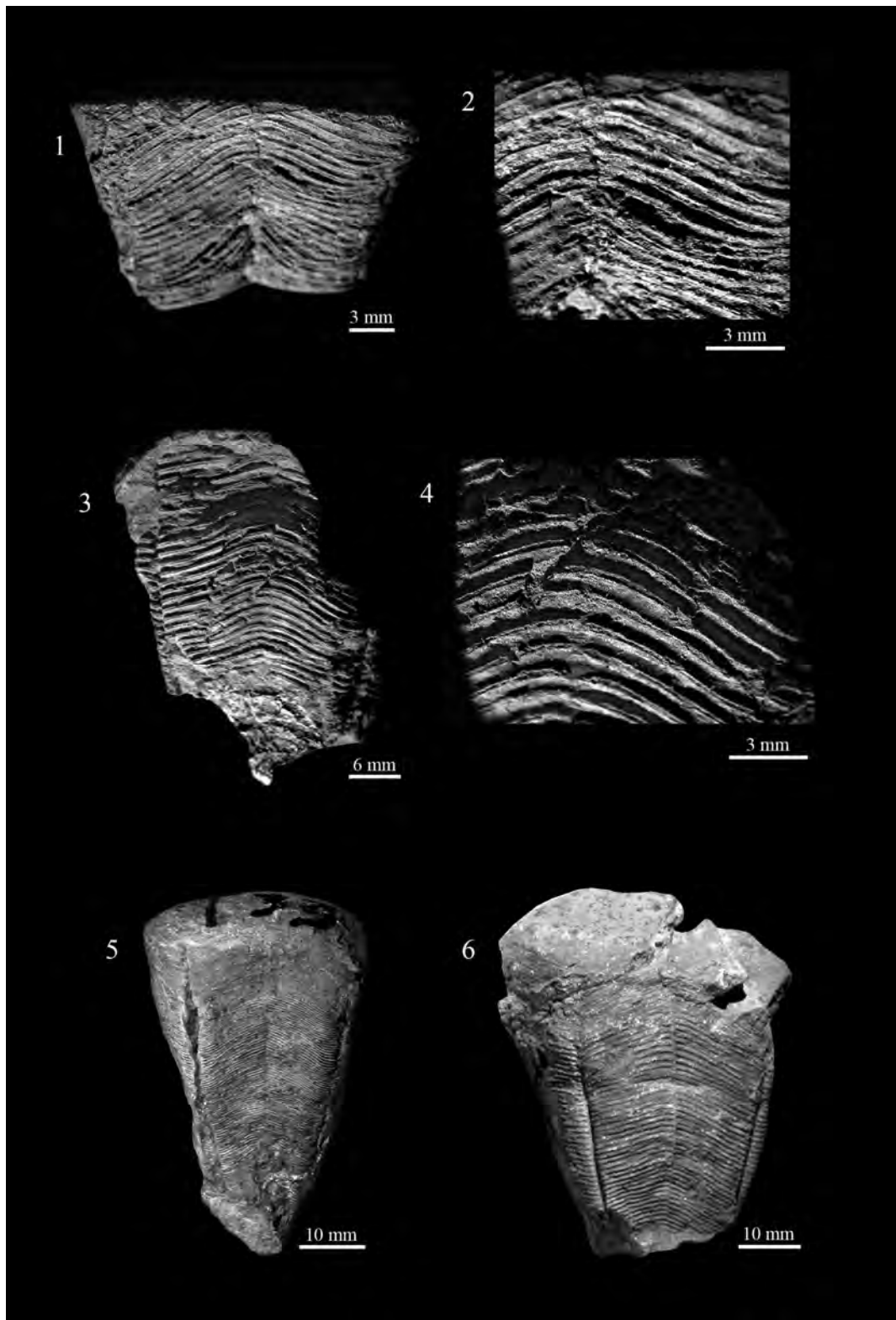


LÁMINA 29

Figuras 1-3: *Paraconularia africana* (Sharpe, 1856).

19 sin registrar estratigrafía, ni localidad geográfica.

Sin sigla y sin registrar estratigrafía, ni localidad geográfica.

1. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (19) en molde positivo en tres dimensiones con terminaciones aberturales cerradas muy deterioradas en su unión.
2. Ejemplar (sin sigla) con tabique apical redondeado.
3. Cara del ejemplar (PG 4374) en molde positivo y negativo.

Figura 4: *Paraconularia* cf. *africana* (Sharpe, 1856).

PG 4374 del Devónico; de Fox Bay, Islas Malvinas (Reino Unido).

4. Cara del ejemplar (sin sigla) en molde negativo.

Figuras 5-6: *Paraconularia* aff. *inornata* (Dana, 1849).

G 5225 del Pérmico-Carbonífero; localidad desconocida de Australia.

- 5-6 Diferentes perspectivas del ejemplar (G 5225) en molde positivo en tres dimensiones.

LÁMINA 29

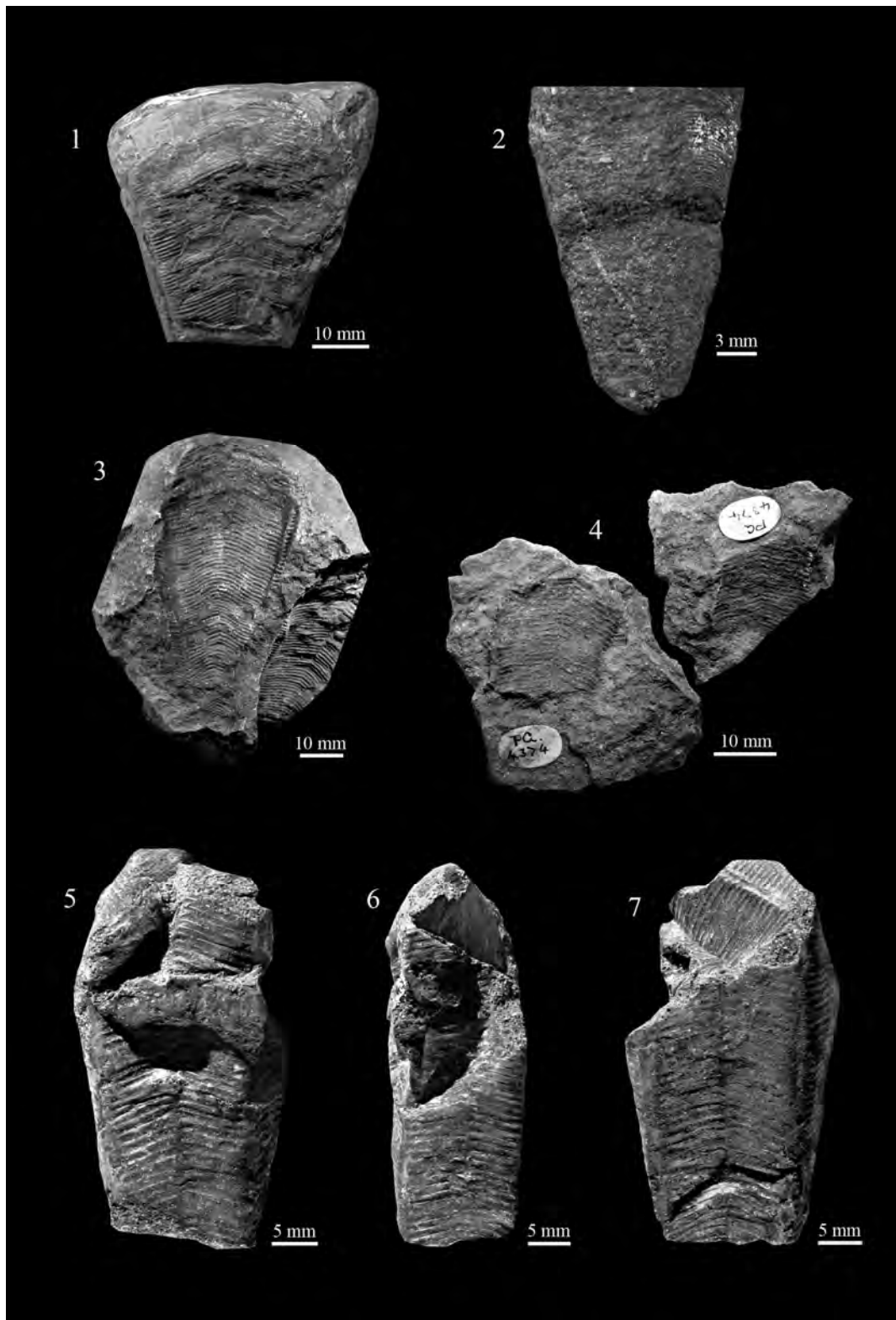


LÁMINA 30

Figuras 1-3: *Paraconularia crawfordsvillensis* (Owen, 1862).

G 36 (neotipo) del Keokuk Group (Carbonífero); de Crawfordsvile (Indiana).

1. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del neotipo (G 36) en molde positivo.
2. Detalle del surco angular del neotipo (G 36).
3. Detalle de la conexión de las costillas transversales en la línea media del neotipo (G 36).

Figuras 4-5: *Paraconularia* aff. *crawfordsvillensis* (Owen, 1862).

G 46634 del Balclatchie Group (Ordovícico); de Dow Hill, en Girvan (Escocia).

4. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del ejemplar (G 46634) en molde positivo.
5. Detalle de las costillas transversales en el surco angular y línea media del ejemplar (G 46634).

LÁMINA 30

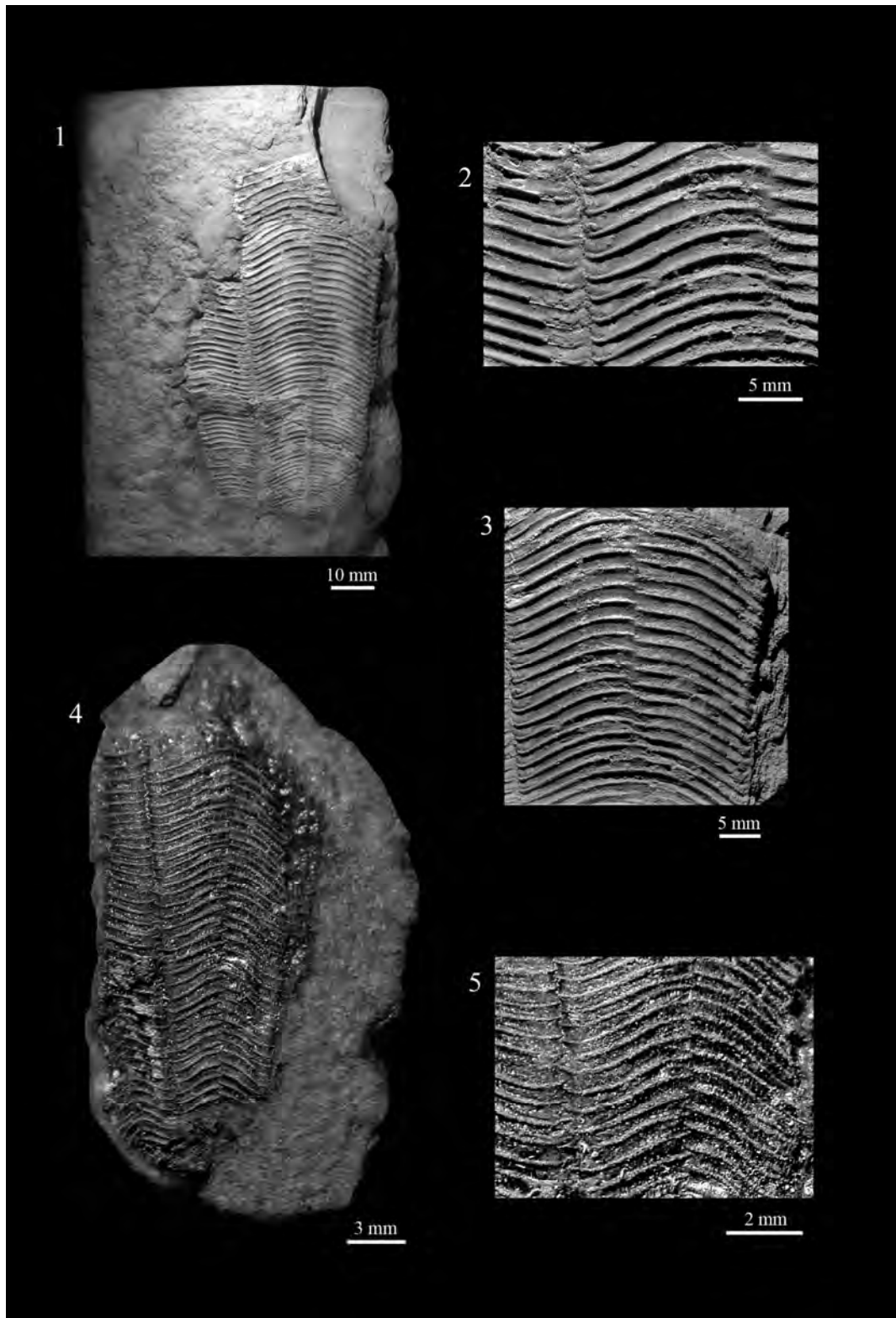


LÁMINA 31

Figura 1: *Paraconularia crustula* (White, 1880).

R 50244 de la Wewoka Formation (Carbonífero); de Holdenville (Oklahoma).

1. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente y surco angular del ejemplar (R 50244) en molde positivo en tres dimensiones.

Figuras 2-3: *Paraconularia derwetensis* (Johnston, 1887).

42697 del Pérmico-Carbonífero de Tasmania (Australia).

G 17336 del Pérmico-Carbonífero; de Stony Creek, en Nueva Gales del Sur (Australia).

2. Vista frontal de una de las caras y detalle de surco angular del ejemplar (42697) en molde negativo.
3. Vista frontal de una de las caras y detalle de surco angular del ejemplar (G 17336) en molde negativo.

Figuras 4-7: *Paraconularia inaequicostata* (De Koninck, 1883).

G 18798, G 18797 y PG 4371 de las facies Tournasiense (Carbonífero); de Torunay (Bélgica).

4. Vista frontal de una de las caras, parte de la adyacente, detalle de surco angular y costillas transversales desprendidas del exoesqueleto dispersas en el sedimento en molde positivo (G 18798).
5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 18797) en molde positivo.
6. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente del ejemplar (PG 4371) en molde positivo.
7. Costillas transversales a su paso por el surco angular y línea media (PG 4371).

LÁMINA 31

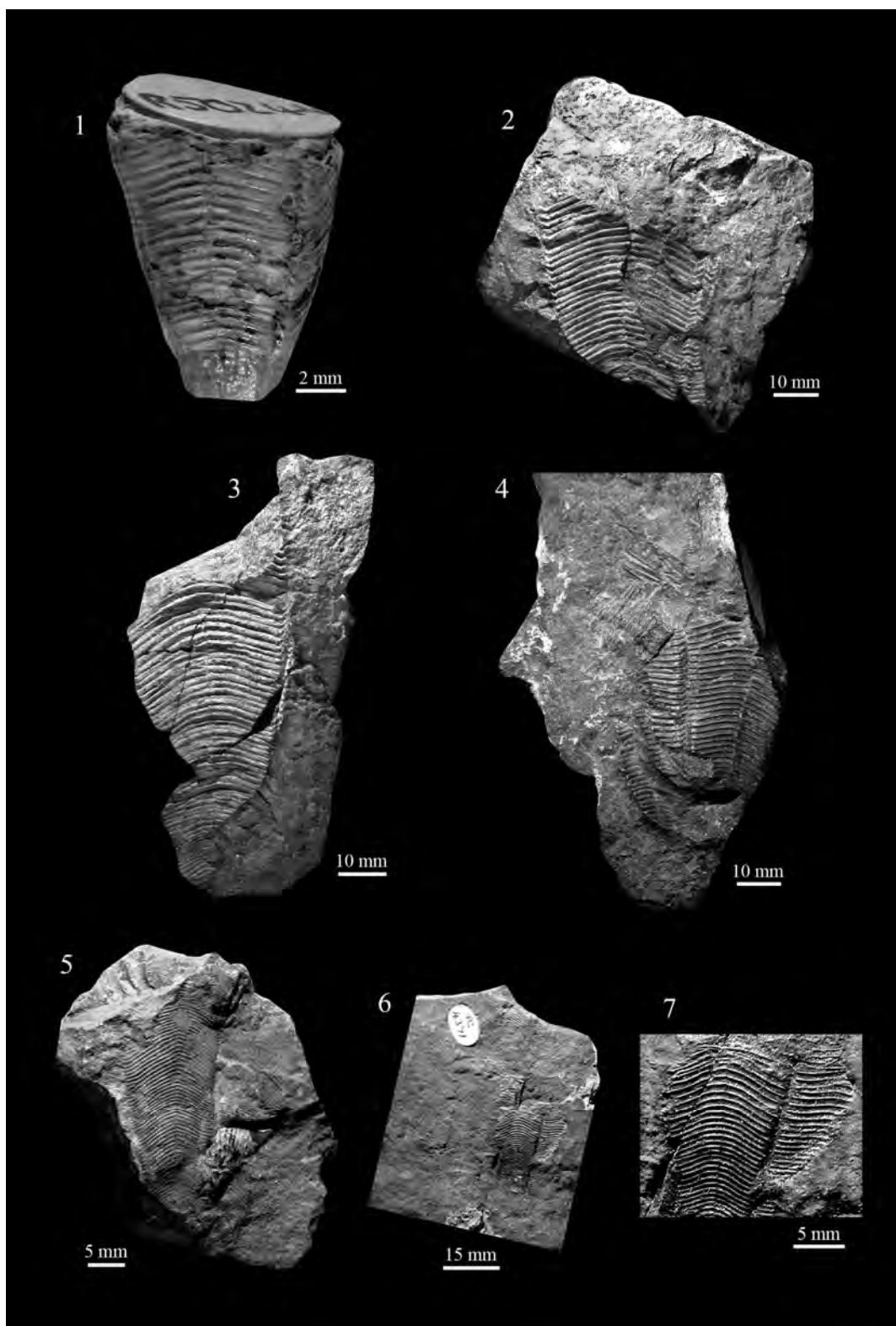


LÁMINA 32

Figuras 1-4: *Paraconularia irregularis* (De Koninck, 1842-1845).

G 19616 (neotipo) y G 4865 de las facies Viseense (Carbonífero); de Visé (Bélgica).

1. Vista frontal de una de las caras del neotipo (G 19616) en molde positivo en tres dimensiones.
2. Vista oblicua del neotipo (G 19616), con detalle del surco angular.
3. Detalle de la línea media del neotipo (G 19616).
4. Vista de una de las caras y parte de la adyacente del ejemplar (G 4865) en molde positivo, en tres dimensiones.

Figuras 5-8: *Paraconularia larae* sp. nov.

G 22095 (holotipo) y G 22096 (paratipo) del Lopingiense (Pérmico); de Baitung, NE de Samara (Rusia).

5. Vista frontal de una de las caras y los surcos angulares adyacentes del holotipo (G 22095) en molde positivo.
6. Detalle de las costillas transversales en la línea media y surco angular del holotipo (G 22095).
7. Vista frontal de una de las caras y los surcos angulares adyacentes del paratipo (G 22096) en molde positivo.
8. Detalle de las costillas transversales en la línea media y surco angular y tubérculos del paratipo (G 22096).

LÁMINA 32

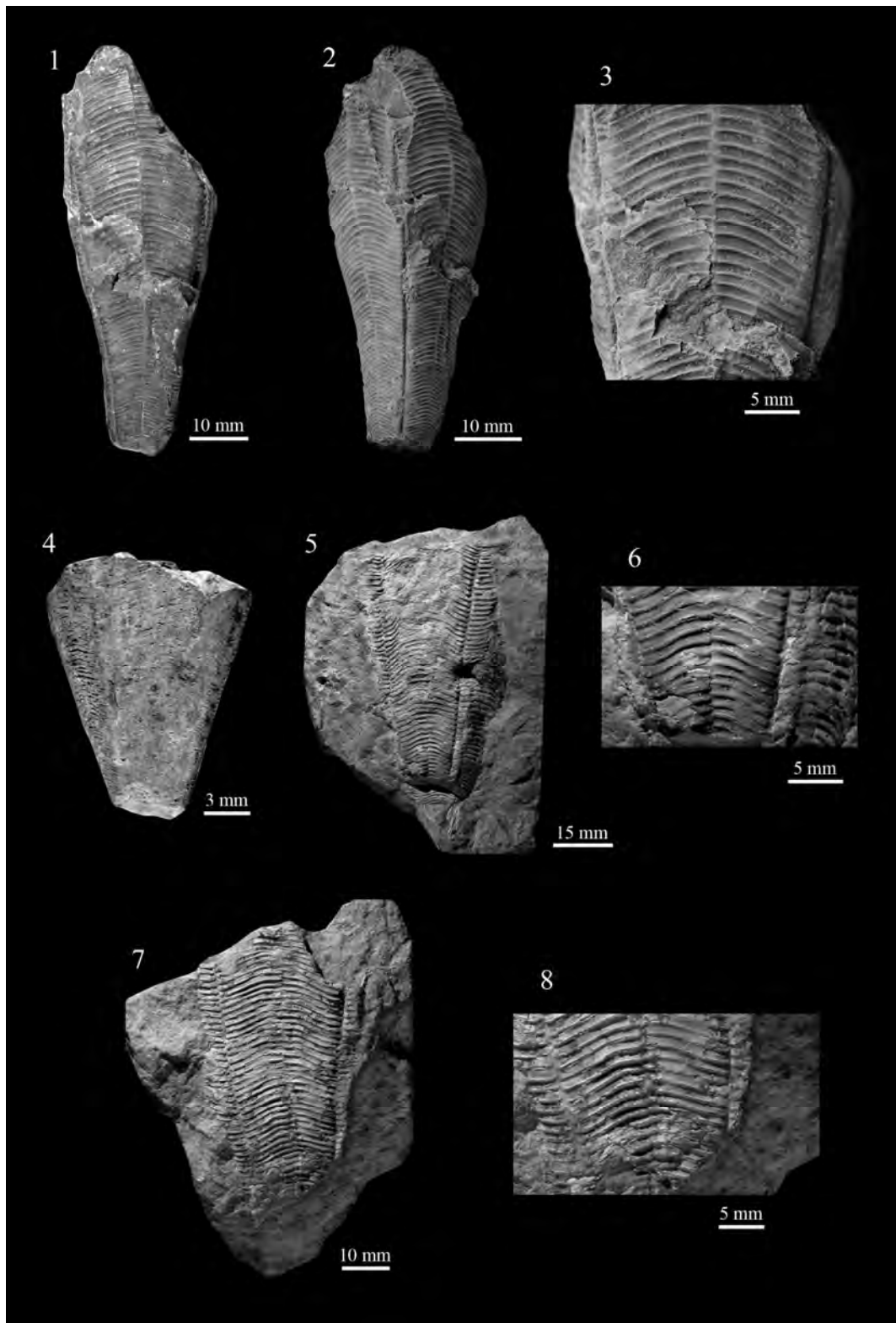


LÁMINA 33

Figuras 1-4: *Paraconularia maculosa* (Slater, 1907).

G 17663 (lectotipo) de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); de Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

G 19134 (paralectotipo) de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); de Eskdale, en Dumfriesshire (Escocia).

1. Vista frontal de una de las caras del lectotipo (G 17663) en molde positivo.
2. Detalle de las costillas transversales y tubérculos del lectotipo (G 17663).
3. Vista de dos de las caras del paralectotipo (G 19134) en molde negativo.

Figuras 4-8: *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821).

C 3448 (neotipo) de las Coal Measures (Carbonífero); de Salop, en Shropshire (Inglaterra).

1690 de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); de Dublín (Irlanda).

G 61 de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); de Thornliebank, en Renfrewshire (Escocia).

4. Vista frontal de una de las caras del neotipo (C 3448) en molde positivo en tres dimensiones.
5. Detalle de las costillas transversales y surco angular del neotipo (C 3448).
6. Vista oblicua, del surco angular, del ejemplar (1690) en molde positivo en tres dimensiones.
7. Detalle de las costillas transversales dentadas por tubérculos del ejemplar (G 61), en molde positivo.
8. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 61), en molde positivo en tres dimensiones.

LÁMINA 33

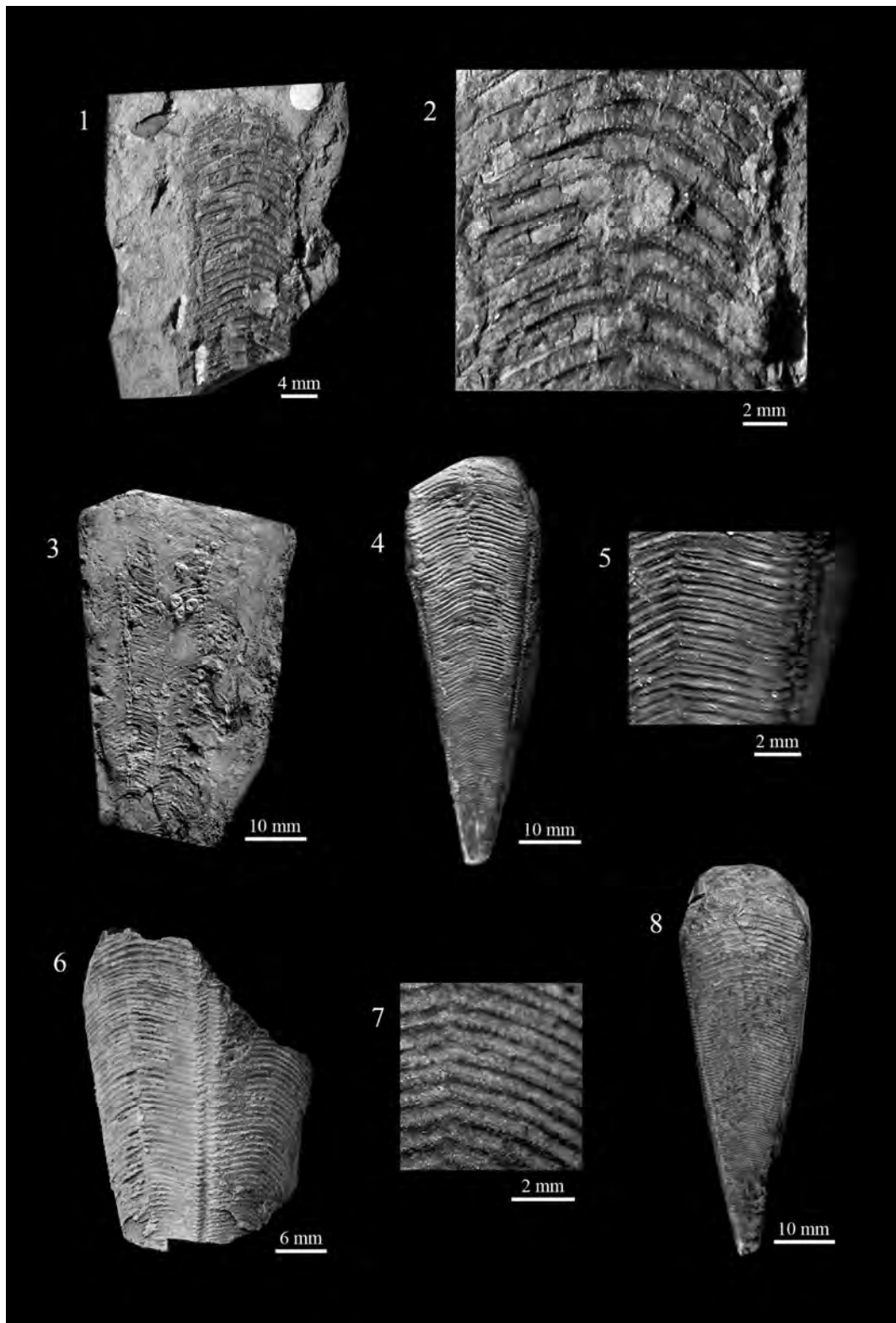


LÁMINA 34

Figuras 1-8: *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821).

38348 de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); sin registrar localidad.

43843 de las Coal Measures (Carbonífero); sin registrar localidad.

48818 de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); de Farlow, en Shropshire (Inglaterra).

52576 de las Coal Measures (Carbonífero); de Bewdley, en Worcestershire (Inglaterra).

66698 de las Coal Measures (Carbonífero); de Coalbrookdale, en Shropshire (Inglaterra).

1. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (38348) en molde positivo.
2. Detalle del surco angular y pequeños tubérculos en las costillas transversales (38348).
3. Molde negativo de dos ejemplares, un individuo adulto y otro joven, (43843) incluidos en un nódulo.
4. Molde positivo de dos ejemplares, un individuo adulto y otro joven, (43843) incluidos en un nódulo.
5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (48818) en molde positivo en tres dimensiones.
6. Vista oblicua de otro ejemplar (48818) en molde positivo en tres dimensiones.
7. Vista oblicua de un ejemplar (52576) en molde positivo en tres dimensiones.
8. Vista oblicua, con surco angular del molde positivo de un ejemplar (66698) en nódulo.

LÁMINA 34

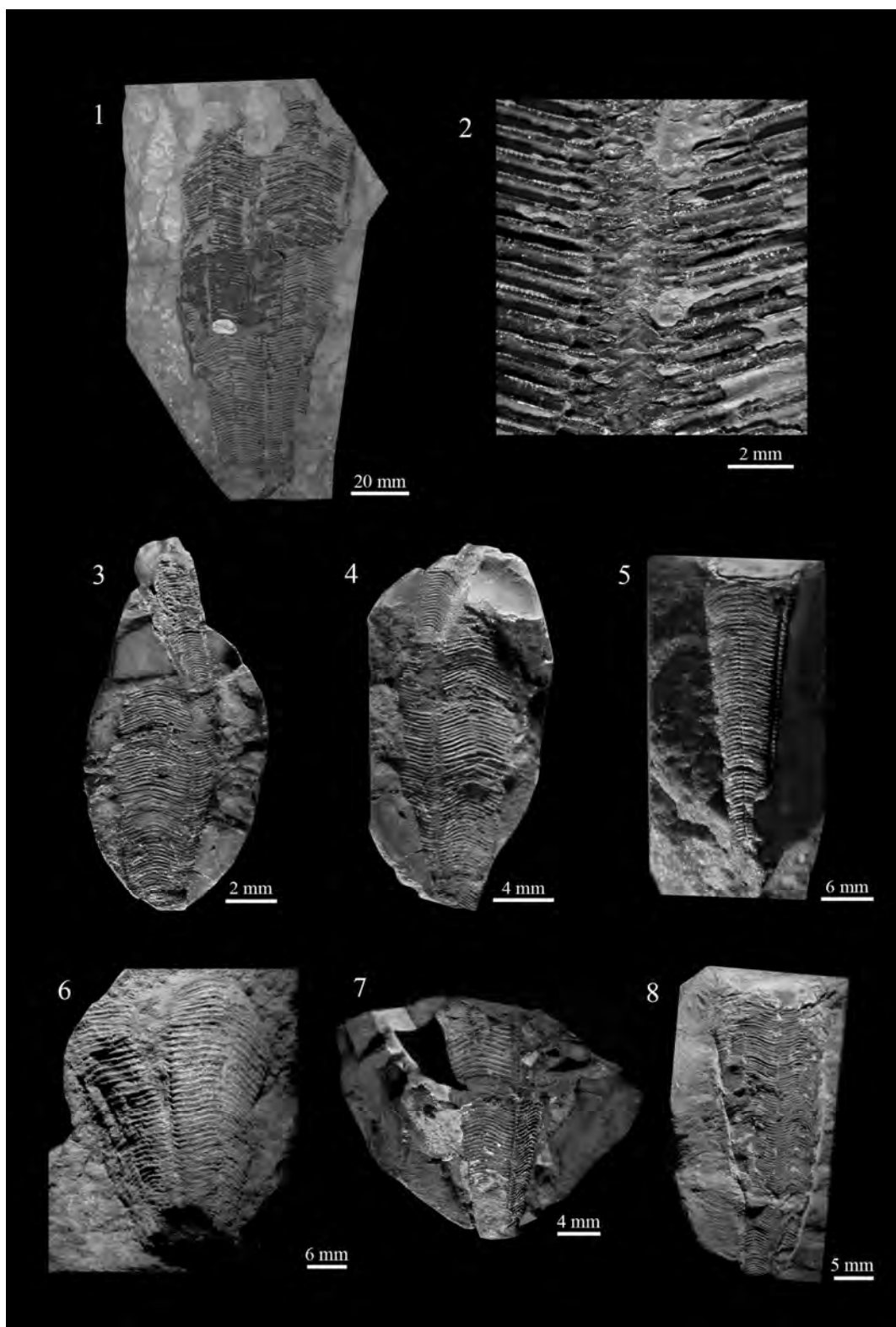


LÁMINA 35

Figuras 1-9: *Paraconularia quadrisulcata* (Sowerby, 1821).

PG 4480 del Mississippense (Carbonífero); de Thorneybank, en Renfrewshire (Escocia).

G 41216, G 41214 y G 4454 del Mississippense (Carbonífero); de Redesdale, en Northumberland (Inglaterra).

G 19135 de las Coal Measures (Carbonífero); sin registrar localidad.

G 3480 del Carbonífero de Roscobie, en Fifeshire (Escocia).

G 19128 de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); de Farlow, en Shropshire (Inglaterra).

G 26798 de la Bernician Redesdale I Shale (Carbonífero); de Billingham, en Durham (Inglaterra).

G 19138 del Carbonífero del Reino Unido, sin registrar localidad.

1. Vista oblicua de dos del ejemplar (PG 4480) en molde positivo en tres dimensiones.
2. Detalle de surco angular en fragmento de exoesqueleto (G 41216).
3. Fragmento de exoesqueleto con parte de las terminaciones aberturales (G 41214) en molde positivo en tres dimensiones).
4. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 19135) en molde positivo en tres dimensiones, conservando terminaciones aberturales cerrando parcialmente el exoesqueleto.
5. Detalle de las costillas transversales a su paso por la línea media en un fragmento de exoesqueleto en molde positivo en tres dimensiones (G 3480).
6. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 4454) en molde positivo en tres dimensiones.
7. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 19128) en molde positivo.
8. Detalle de las costillas dentadas por pequeños tubérculos del ejemplar (G 26798).
9. Vista frontal de un ejemplar (G 19138) conservado en tres dimensiones en un nódulo.

LÁMINA 35

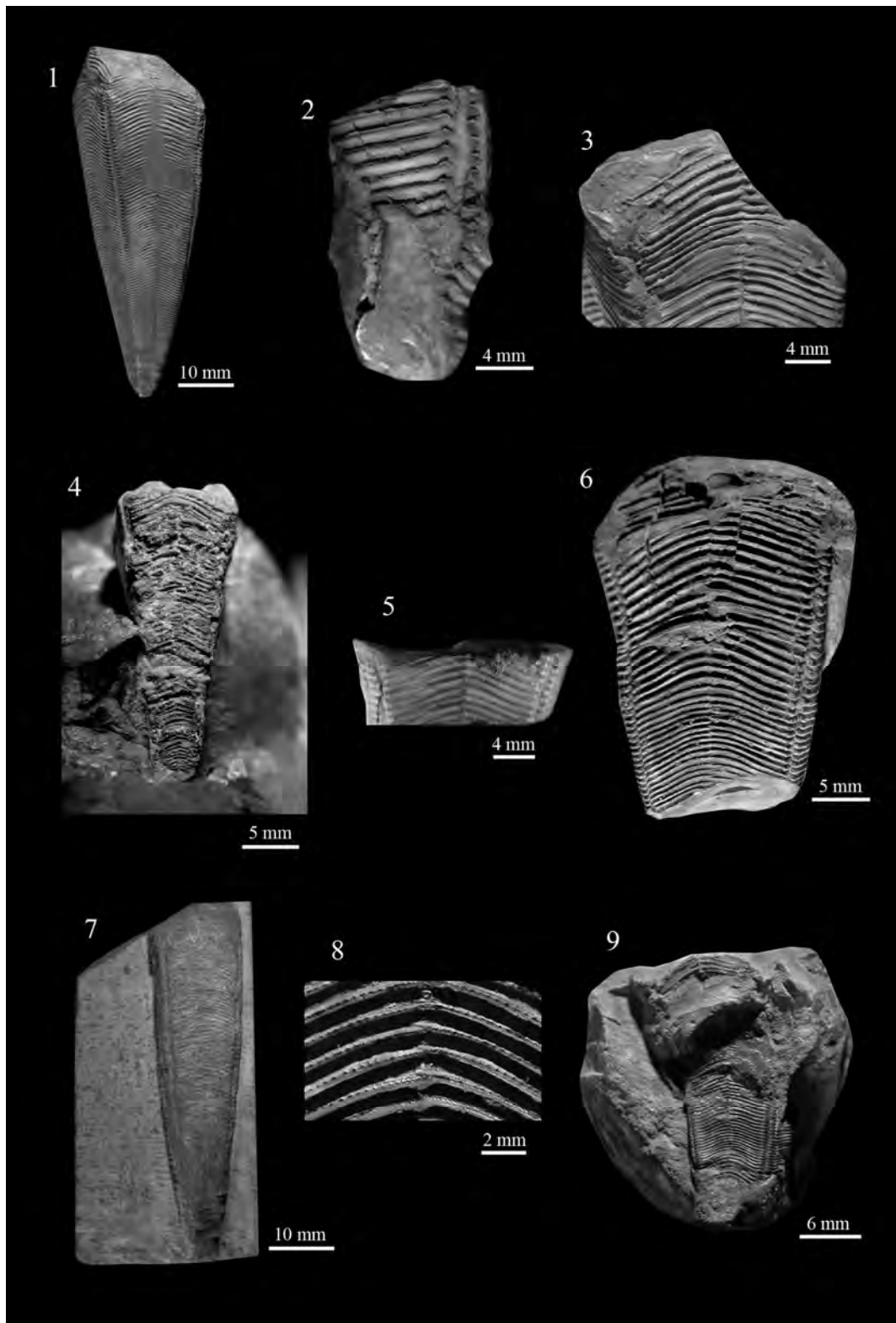


LÁMINA 36

Figuras 1-2: *Paraconularia ravenwoondiensis* sp. nov.

PG 4266 (holotipo) y PG 4267 (paratipo) del Pérmico, probablemente Cisuraliense; de Ravenswood, en Nueva Gales del Sur (Australia).

1. Vista frontal de una de las caras del holotipo (PG 4266) en molde positivo en tres dimensiones.
2. Vista oblicua, del surco angular, del paratipo (PG 4267) en molde positivo en tres dimensiones.

Figuras 3-4: *Paraconularia raymondiensis* sp. nov.

PG 4268 de las Marine beds (Pérmico); de Raymond Terrace, en Nueva Gales del Sur (Australia).

3. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (PG 4268) en molde positivo en tres dimensiones.
4. Detalle de las costillas transversales en el surco angular (PG 4268).

Figuras 5-7: *Paraconularia salteri* sp. nov.

G 23727 y G 23724 de Trilobite zone (Ordovícico); de Blaendiam, en Merionethshire (Gales).

5. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 23727) en molde positivo.
6. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (G 23727) en molde positivo.
7. Vista del surco angular del ejemplar (G 23724) en molde positivo.
8. Vista de detalle de las costillas muy difuminadas (G 23724).

Figuras 8-9: *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).

G 4602 (neotipo) del Ludlow (Silúrico); de Usk, en Monmouthshire (Gales).

9. Vista frontal de una de las caras del neotipo (G 4602) en molde positivo.
10. Detalle de las costillas transversales y tubérculos del neotipo (G 4602).

LÁMINA 36

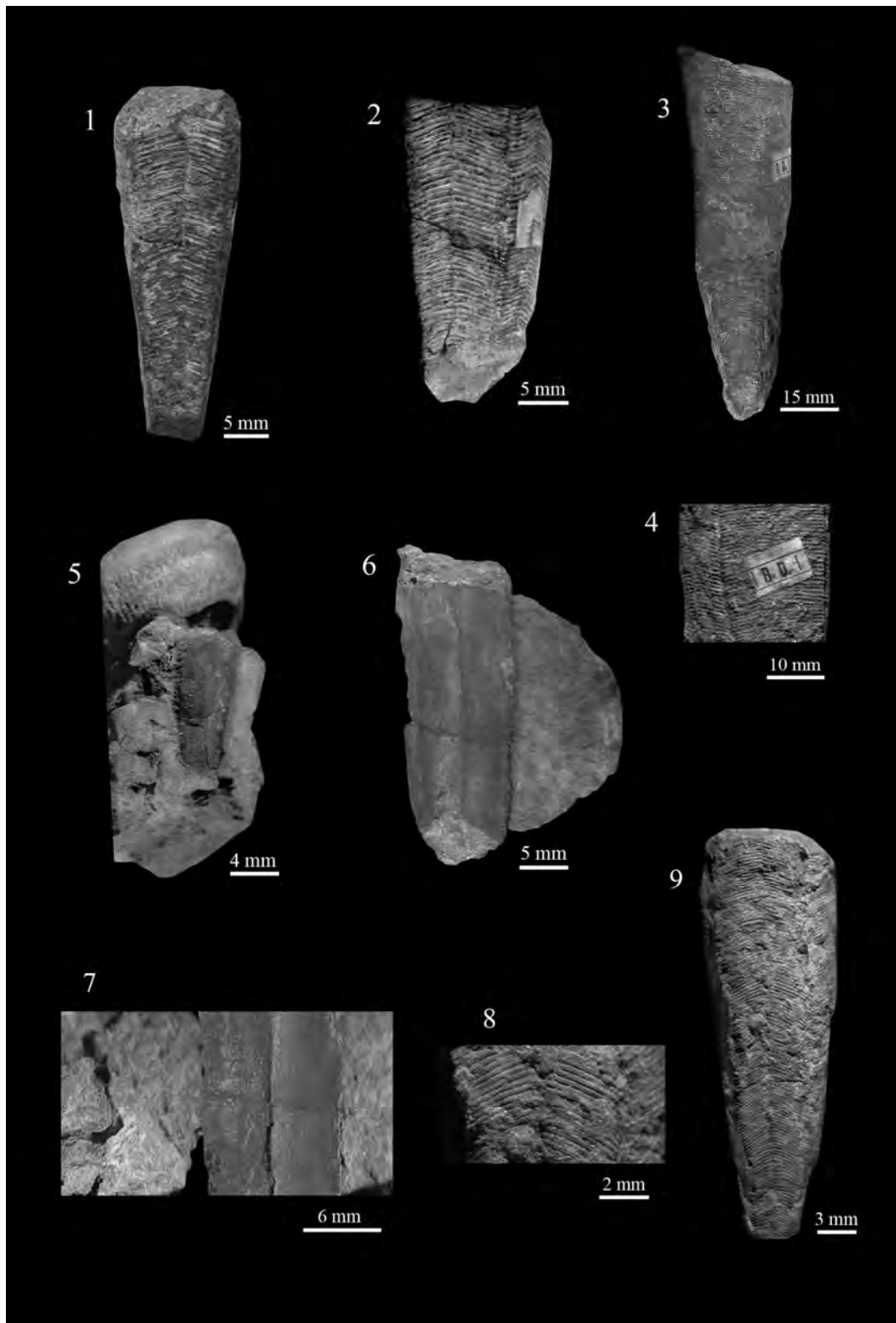


LÁMINA 37

Figuras 1-2: *Paraconularia subtilis* (Salter, 1855).

G 8744 del Ludlow (Silúrico); de Deerhope, en Pentland Hills (Escocia).

1. Vista frontal de dos de las caras del ejemplar (G 8744) en molde positivo.
2. Detalle de las costillas transversales y surco angular (G 8744).

Figuras 3-7: *Paraconularia tenuis* (Salter, 1855).

G 17761 (paratipo) y G 17662 (paratipo) de la Carboniferous Limestone (Carbonífero); de Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

3. Vista frontal de tres ejemplares aplastados, paratipo (G 17662) en molde negativo.
4. Detalle de la línea media y surco angular del paratipo (G 17662).
5. Dos de las caras del paratipo (G 17662).
6. Dos de las caras del paratipo (G 17661) en molde positivo).
7. Detalle de la línea media del paratipo (G 17661).

LÁMINA 37

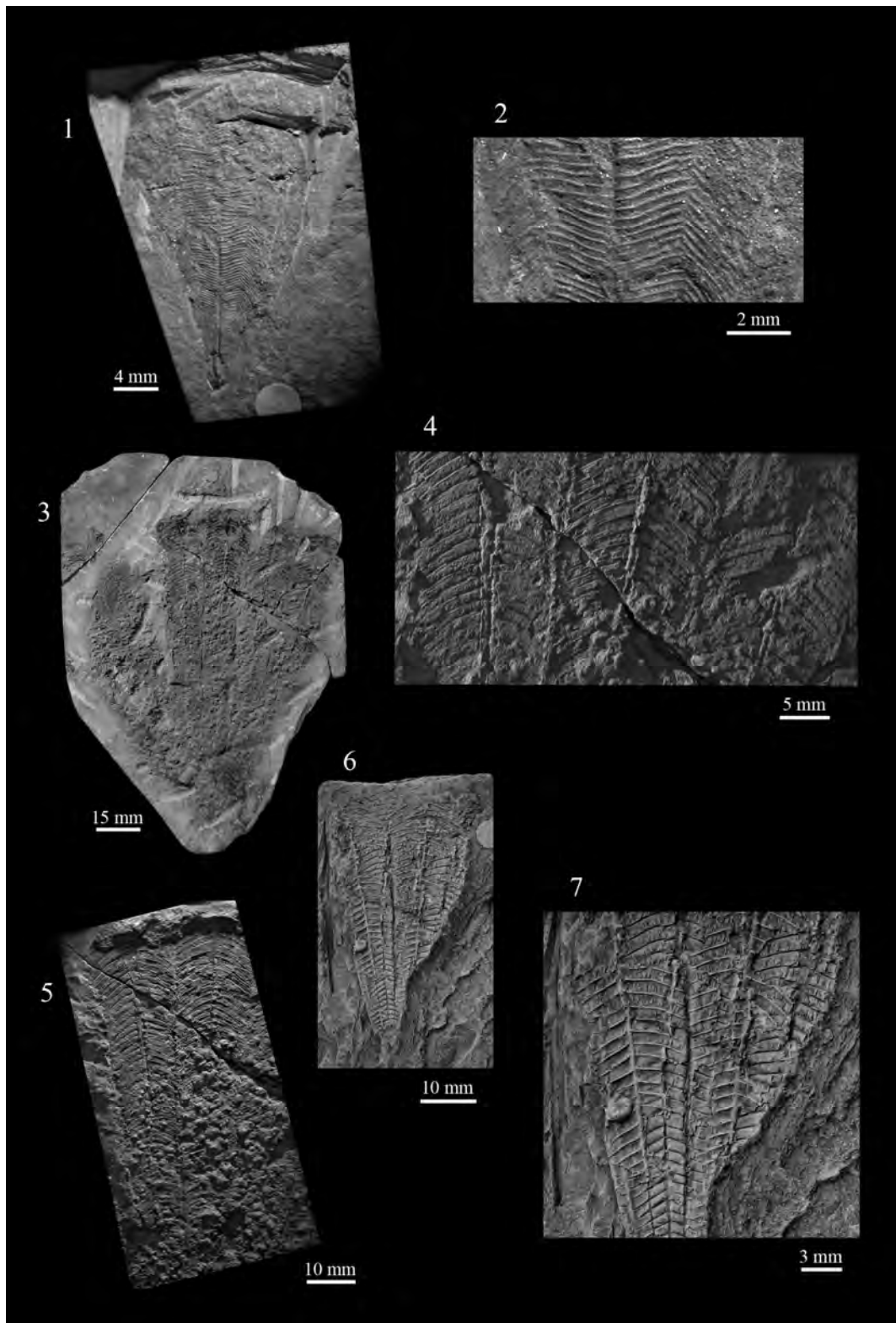


LÁMINA 38

Figuras 1-6: *Paraconularia tenuis* (Salter, 1855).

G 790 (paratipo) de la *Crangopsis* Bed (Carbonífero); de Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

G 19507 (paratipo) y G 19508 (paratipo) de Mississippense (Carbonífero); de Glencartholm, en Dumfriesshire (Escocia).

1. Vista frontal de dos de las caras del paratipo (G 790), en molde negativo.
2. Detalle de las costillas transversales a su paso por el surco angular (G 790).
3. Detalle de las costillas transversales de un paratipo (G 790) en molde positivo).
4. Vista frontal de una de las caras y parte de la adyacente de un ejemplar paratipo (G 19508) en molde positivo.
5. Detalle de las costillas del paratipo (G 19508).
6. Vista frontal de una de las caras en el paratipo (G 19507), en molde positivo.

LÁMINA 38

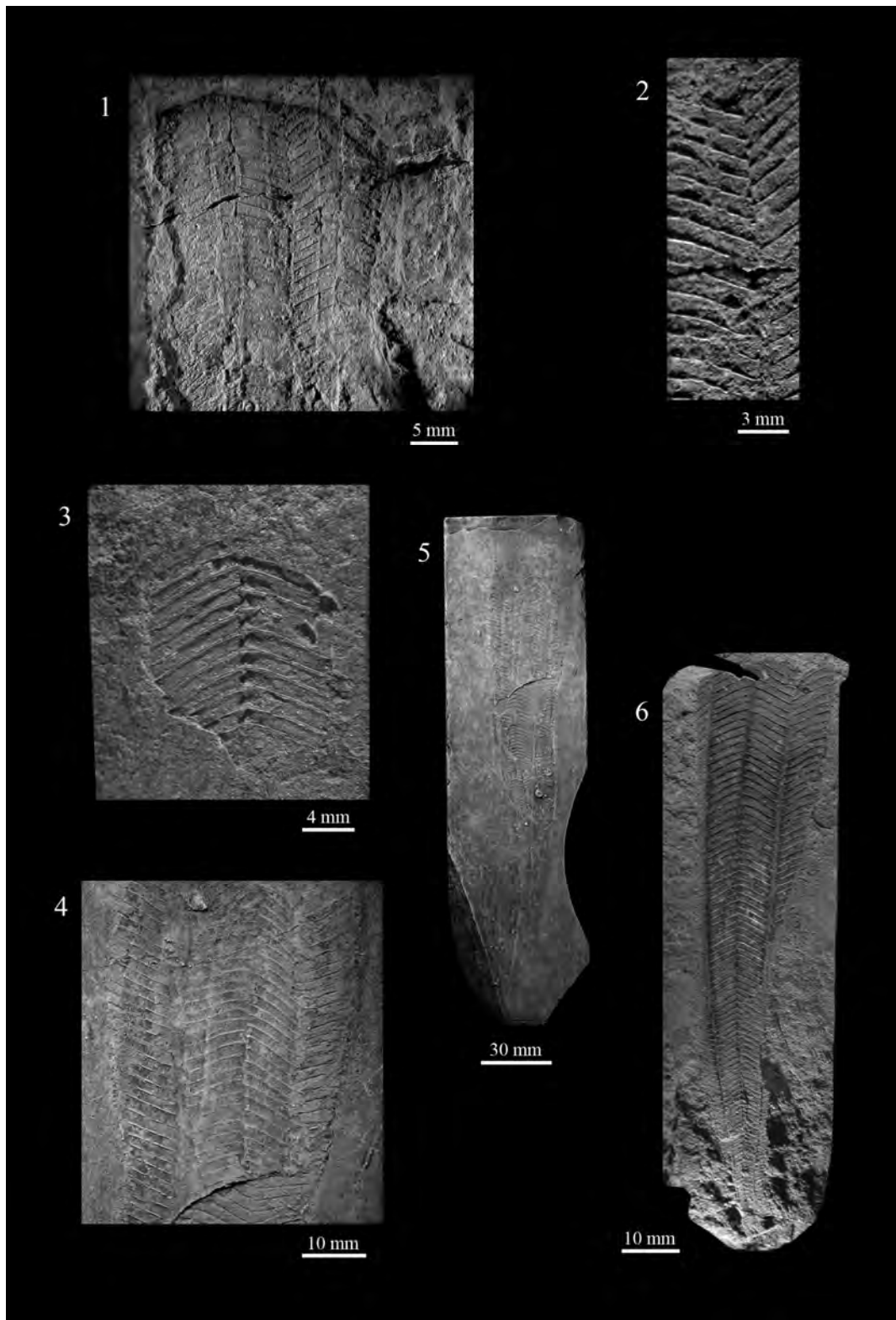


LÁMINA 39

Figuras 1-7: *Pseudoconularia grandissima* (Barrande, 1867).

80213a, b, e y 80213 del Ordovícico Superior; de Vráž (= Wraž) (República Checa).

G 19555 del Ordovícico; sin localidad registrada de la República Checa.

PG 4253 de las Zahorany Beds (Ordovícico); de Nucice (" Vinice") (República Checa).

1. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (80213b) en molde positivo.
2. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (80213) en molde positivo.
3. Detalle de los tubérculos y línea media del ejemplar (80213a) en positivo.
4. Vista frontal de una de las caras del ejemplar (80213e) en molde negativo.
5. Detalle de los tubérculos y línea media del ejemplar (80213e).
6. Vista frontal con una de las caras del ejemplar (G 19555) en molde positivo.
7. Ejemplar (PG 4253) muy deformado en molde positivo.

LÁMINA 39

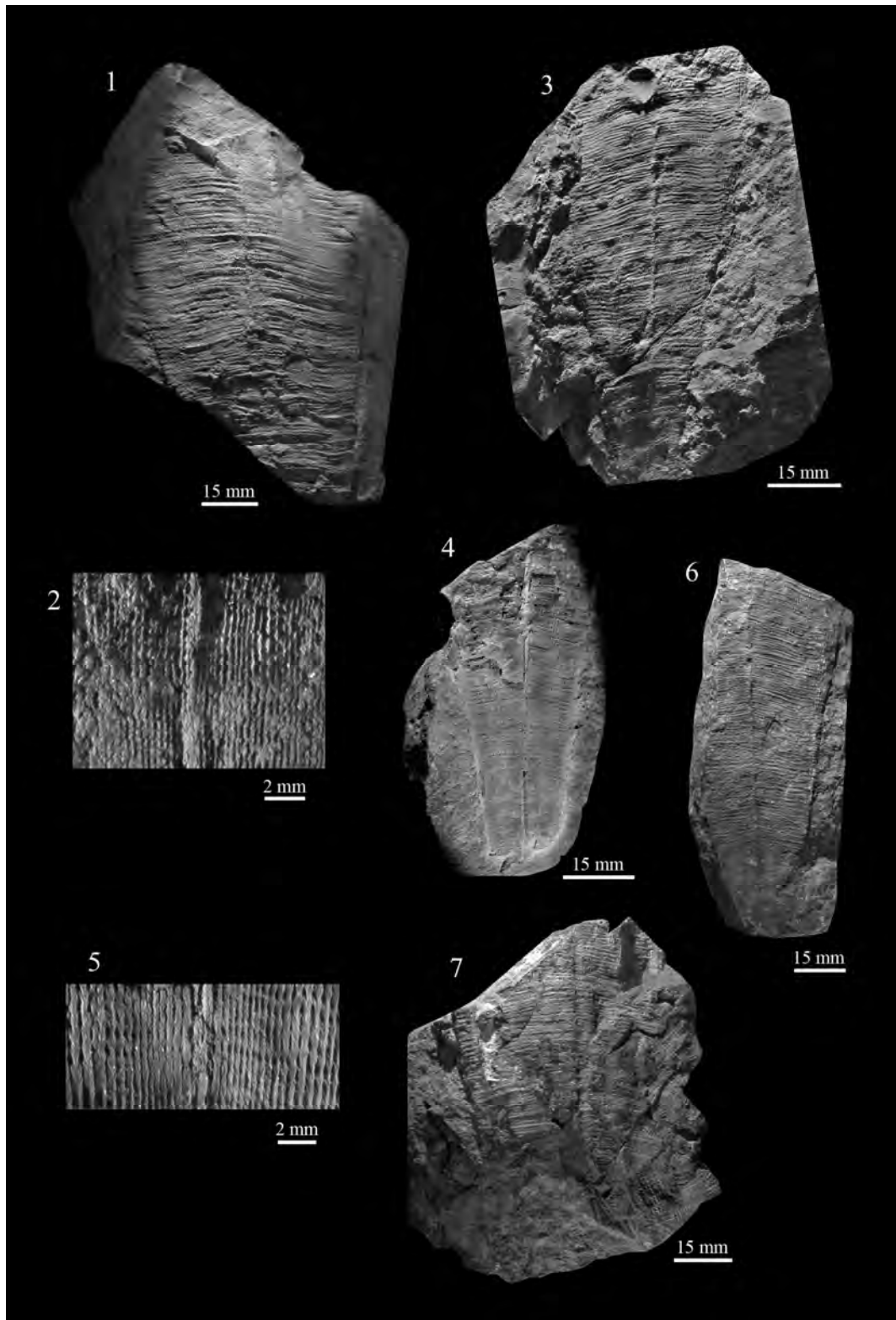


LÁMINA 40

Figuras 1-2: *Pseudoconularia magnifica* (Spencer, 1879).

G 14827 de la Niagara Limestone (Silúrico); de Hamilton (Ontario).

1. Vista parcial de dos de las caras del ejemplar (G 14827).
2. Vista de detalle en la que se observan los tubérculos del ejemplar (G 14827).

LÁMINA 40

